

# Beiträge zur Mikroanatomie und Histologie des Darmkanals einiger Opisthobranchier. I.

Von Ferdinand S t a r m ü h l n e r

(Aus dem 1. Zoologischen Institut der Universität Wien)

Mit 36 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 27. Jänner 1956)

## Einleitung.

Mehrere Expeditionen und Exkursionen an die Gestade des Mittelländischen Meeres und der Adria haben es meinem Freunde Dr. Rupert R i e d l und mir ermöglicht, bei unseren Tauch- und Dretschfahrten ein großes Material an Opisthobranchiern zu sammeln. Ein Teil dieser Tiere, die aus dem Golf von Neapel bei der Österreichischen Tyrrheniaexpedition 1952 gesammelt wurden, erfuhren bereits ihre systematische und ökologische Bearbeitung (S t a r m ü h l n e r 1955 u. 1956). Da der Großteil der gesammelten Exemplare histologisch fixiert werden konnte, stehen sie nun auch genaueren mikroanatomischen Untersuchungen zur Verfügung. Aus der Fülle des gesammelten Materials werden nun in Abständen die einzelnen Arten genauer untersucht werden.

Die vorliegende Arbeit ist die erste Studie, die aus dem Material gewonnen wurde. Im Laufe der Jahre sollen weitere folgen. Da die Kenntnis des mikroanatomischen Baues des Darmkanals bei Opisthobranchiern große Lücken — selbst bei so oft untersuchten Arten wie *Aplysia depilans* oder *Philine aperta* — aufweist und manche Untersuchungsbefunde einer Überprüfung bedürfen, wurden aus dem Material einige Formen aus den verschiedenen Gruppen herausgegriffen und bearbeitet.

Einige der hier besprochenen Arten wurden im Raum von Rovinj gesammelt, wo es uns ermöglicht war, im Rahmen unserer alljährlichen marinbiologischen Kurse Aufsammlungen durchzuführen. Diese Aufsammlungen wurden dabei mit Unterstützung der Meeresbiologischen Station Rovinj getätigt.



machten Gu i a r t 1901, St. H i l a i r e 1903, S t e r n e r 1912. Die genauesten Untersuchungen stammen aber von B r o w n 1934 und F ö r s t e r 1934, während man eine Zusammenfassung der Ergebnisse, dargestellt von H o f f m a n n in B r o n n s Klassen und Ordnungen 1939, findet.

**Mundöffnung:** Die schlitzförmige Mundspalte, die ziemlich terminal liegt, erscheint auf den Schnittbildern leicht nach dorsal verschoben, was aber auf Kontraktion bei der Fixierung zurückzuführen sein kann. Das Epithel der Mundspalte geht allmählich aus intensiv rötlich anfärbbaren Zellen, welche die Außenhaut bilden, in flachere, schwach bläulich angefärbte Zellen über. Die Zellen sind stark bewimpert und haben Schleimbecherzellen dazwischengelagert. Zu beiden Seiten des Mundes und der sich anschließenden Mundröhre laufen zahlreiche Nervenstränge, die zum sogenannten Hancockschen Organ führen, dessen Bedeutung als Sinnesgruben bereits von B r o w n 1934 festgestellt wurde. Als Lippendrüsen könnte man eigentlich nur die Schleimbecherzellen ansprechen, die zwar auch in der Außenhaut zu finden sind, aber in der Region der Mundöffnung gehäuft auftreten.

**Mundhöhle:** Dieser Abschnitt ist bei *Philine aperta* relativ lang ausgebildet und wäre besser als Mundröhre zu bezeichnen. Hoffmann 1939 weist darauf hin, daß B r o w n 1934 die Mundröhre mit einem dreikantigen Lumen im Querschnitt beschrieb, dessen Epithel unter der Basalmembran von einer Lage von Ring- und Längsmuskeln umgeben ist, auf das ein Netzwerk von Muskelfasern folgt, das außerdem noch von einer äußeren Ringmuskelschichte umhüllt ist. F ö r s t e r 1934 erwähnt dagegen nichts von einer derartigen Bildung. Meine Schnitte zeigen nun folgendes Bild: der vorderste Abschnitt der Mundröhre zeigt im Querschnitt ein T-förmiges Lumen, wobei der dorsale Querbalken Seitenrinnen aufweist, während sich der Längsspalt leicht sackförmig ausweitet. Schließlich buchtet sich die ventrale Hälfte der vorderen Mundröhre aus, die Seitenwände springen ins Lumen vor, das dadurch eine I-förmige Gestalt bekommt. Im darauffolgenden hinteren Abschnitt der Mundröhre wölben sich von ventral zwei seitliche Wülste vor, die nach hinten rasch an Höhe zunehmen, die dorsale Längsrinne faltet sich als kurzer Blindsack ab, ebenso die Seitenwände, während sich die beiden vorspringenden Wülste ventral und dorsal vereinigen und ein Lumen begrenzen, das die dreikantige Gestalt zeigt, die B r o w n 1934 abbildet. Durch stärkere seitliche Ausbuchtung wird die Form des Lumens  $\perp$ -förmig, wobei die ventrale Fläche einen leicht vorspringenden Längswulst aufweist (Abb. 1).

Im vorderen Mundröhrenabschnitt sind die Epithelzellen kubisch und tragen nur an der Dorsalfläche Zilien, zwischen denen vereinzelt Schleimbecherzellen eingelagert sind. Die Zellen der lateralen Mundröhrenwände sind stark violett angefärbt und unbewimpert. Zwischen ihnen münden die Drüsengänge von subepithelial gelegenen birnförmigen Schleimdrüsen, die meist zu Paketen von einigen Zellen vereinigt sind, aber soweit zu erkennen war, getrennt ausleiten. Die Zellkörper sind intensiv homo-

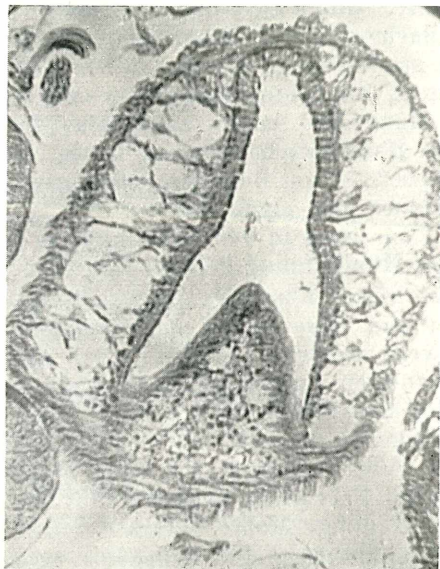


Abb. 1. Querschnitt durch die Mundhöhle von *Philine aperta* L. 480  $\times$  vergr.

gen tintenblau angefärbt, also basophil. Diese Drüsen wurden schon von S t e r n e r 1912 als Rüsseldrüsen bezeichnet, bei denen 2—4 Drüsenzellen zu einem Säckchen vereinigt sind. F ö r s t e r 1934 erwähnt sie als subepitheliale Schleimdrüsen, die in der ganzen Mundröhre zu finden sind. Ich möchte sie nach H o f f m a n n 1939 als vordere Mundröhrendrüsen bezeichnen, die auf das Gebiet der lateralen vorderen Mundröhrenwände lokalisiert sind. Interessant ist, daß beide Seitenwände, wo die subepithelialen Drüsen ausmünden, zwei kleine Längsrinnen aufweisen, die durch die besonders starke blauviolette Anfärbung der Zellen auffallen

und scheinbar Leitrinnen für das Schleimsekret der vorderen Mundröhrendrüsen darstellen.

Im hinteren Abschnitt der Mundröhre werden die Epithelzellen höher zylindrisch, sind bläulichgrau tingiert, mit deutlicher Längsstreifung des Zellkörpers, während die kleinen, kugeligen Zellkerne ungefärbt sind und basal liegen. Die distalen Zellflächen sind intensiver gebläut und tragen eine dünne, ungefärbte Kutikula. Das Epithel der Mundröhre ist von drei Polstern — 2 lateralen und einem ventralen — chondroider Zellen umgeben. Diese sind groß, blasenförmig mit randständigem, zart blau tingiertem Plasma, in dem der kleine, kugelige Kern liegt. Zwischen den Zellhäuten findet sich eine lamellöse, homogen hellviolett anfärbbare Zwischensubstanz. Der Aufbau (Abb. 2) dieser Polster deutet auf eine gewisse Stützfunktion hin. Brown hat sie wohl erkannt und bildet sie auch ab, beschreibt sie aber als Netzwerk von Muskelfasern. Zuäüßerst findet man noch einen, den ganzen Mundröhrenkomplex umgreifenden Ringfaserzug, dessen Kontraktion die Mundröhre verengt. Durchzogen und gekreuzt wird der Ringzug von zahlreichen Protraktorfasern, die von den lateralen Polstern zur inneren Rüsselhaut führen. Nicht zu finden waren auf meinen Schnitten die Fasern einer inneren Muskelschichte, wie sie Brown auf einem Mundröhrenquerschnitt abbildet.

**Pharynx:** Am Übergang von der Mundröhre zum Pharynx verstreicht der ventromediane Längswulst und damit auch das unter ihm liegende Lager chondroider Zellen. Das Pharynxlumen erscheint im Querschnitt als senkrechter Spalt, der sich ventral etwas ausbuchtet. Im hinteren Abschnitt wölbt sich schließlich von ventral die Zunge hervor, welche das Pharynxlumen in zwei ventrolaterale Pharynxtaschen teilt. Der Zungenboden ist im fixierten Zustand (d. h. im rückgezogenen Zustand am konservierten Exemplar) etwas eingedellt, und die auf der Radulamembran sitzenden Lateralzähnnchen sind von beiden Seiten gegen die Mediane eingeklappt. Dorsal zeigt der Pharynx die typische T-förmige Pharynxleitrinne, die mit Ausnahme der dorsalen Fläche von chondroiden Zellen eingehüllt ist, an deren Außenseite verschiedene Muskelfaserzüge der Pharynxmuskulatur ansetzen. Die chondroiden Zellen sind hier nicht nur von kugelig, sondern auch mehr langgestreckter Gestalt und in ihrem Zellinneren vollkommen ungefärbt. Zwischen der relativ dicken homogenen Zwischensubstanz ziehen kreuz und quer Muskelfasern. Im Radulastützpolster der Zunge sind die chondroiden Zellen in zwei Gruppen geteilt, die von starken Faserzügen durchzogen sind und ventral durch einen starken Muskelfaserzug miteinander verbunden sind.

Durch ihre Kontraktion wird ein Abspreizen der Radulastützpolster bewirkt und dadurch die Radulabasalmembran gespannt, die Radulazähne weit abgespreizt. Das Epithel der Pharynxwände, das in den Pharynxtaschen zu einem Plattenepithel abflacht, ist auf seiner ganzen Fläche mit einer Kutikula bedeckt.

Im hinteren Pharynxabschnitt, beim Abgang der Radulapapille, treten die chondroiden Zellen immer mehr zurück, an ihre Stelle treten immer stärker die dicken Faserzüge der Pharynx-

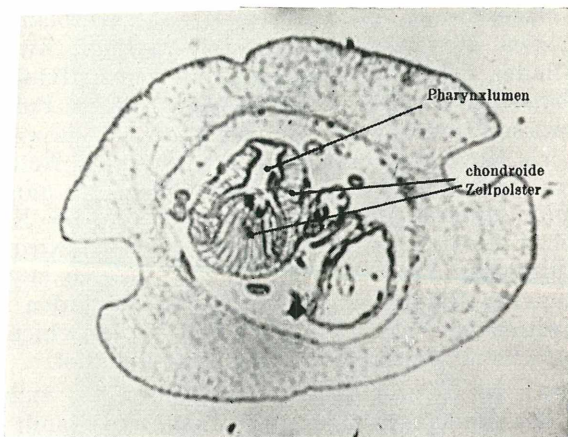


Abb. 2. Querschnitt durch Vorderkörper und Mundröhre von *Philine aperta* L.  
60  $\times$  vergr.

muskulatur. Die Fasern sind ziemlich dick, röhrig, mit wandständigen Fibrillen und großen, elliptischen, rotviolett färbbaren Kernen.

An Schnitten durch die Radulascheide erkennt man an ihrem distalen Abschnitt die hochzylindrischen Odontoblasten, von denen 7 Zellen im Querschnitt liegen. Die mittlere Zelle ist am größten, aber nur schwach tingiert, der große, kugelige Kern liegt basal. Die seitlich anschließenden Odontoblastenzellen sind intensiv blauviolett angefärbt.

Die Pharynxmuskulatur wurde bereits von *Brown* und *Förster* untersucht und beschrieben. Die äußeren Faserzüge lassen 3 Paar Protraktoren, den Pr. pharyngialis dorsalis, den Pr. ph. lateralis superior und den Pr. ph. lat. inferior unterscheiden. Ihre Insertionsstelle liegt vorne bei der Mundöffnung beim Oralsphinkter. Als Antagonisten wirken 3 Paar Retraktoren, der Retr. ph.

superior, der Retr. ph. inferior und der Retr. ph. ventralis. Etwas komplizierter verläuft die innere Pharynxmuskulatur, die besonders von Brown beschrieben wurde. Als U-förmig gebogener, horizontaler Quermuskel umgreift die ventrale Pharynxhälfte der M. transversalis inferior, an den sich nach außen der Musc. transversalis ventralis anschließt, der ebenfalls U-förmig die hintere, ventrale Pharynxhälfte mit der Radulapapille umgreift. Nach vorne verlängert sich dieser als Musc. longitudinalis ventralis. Außerdem führt einerseits nach vorne als Radulaprotraktor der M. dorsoventralis rotellae und nach hinten als Radularetraktor der Musc. long. papillae, der an der Innenseite der Radulascheide ansetzt. Etwas schwer unterscheidbare Muskelfasern durchziehen und verbinden die Radulastützpolster in der Zunge.

Die **Radula** von *Philine aperta* wurde bereits mehrfach beschrieben und abgebildet. Sie ist innerhalb der Gattung *Philine* die rückgebildete Form mit der Formel 1.0.1. Die Lateralzähne sind hakenförmig.

Die **Speicheldrüsen** münden als schlauchförmige Blindsäcke in die Seitentaschen der Pharynxleitrinne. Bei meinen Schnitten war die rechte Speicheldrüse länger und dünner als die linke. Nach Förster findet man bei *Philine aperta* 2 Drüsenarten im drüsigen Abschnitt der Speicheldrüsen. Nach ihrer Anfärbbarkeit nannte sie der Autor basophile und azidophile, wobei die ersteren mit wabiger und die letzteren mit granulärer Struktur sind. Bei anderen Formen zeigte sich aber, daß es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um verschiedene Drüsenzustände ein und derselben Drüsenart handelt (St. Hilaire 1903).

Auch auf meinen Schnitten ließ sich nur eine Zellsorte feststellen. Die Zellen sind ziemlich groß, mit breiter Basalfläche und gegen das Schlauchlumen zu konisch verjüngt. Sie zeigen nur eine basophile Anfärbung, wobei sich die Basisabschnitte der Zellen stärker blau tingieren mit Mallory, während das freie Zellende in ein helles Grau übergeht. Das Plasma zeigt eine wabige Struktur, die großen, kugeligen Kerne liegen stets basal und färben sich intensiv orange. Im Querschnitt eines Schlauches liegen etwa 5—8 Zellen angeschnitten, sie lassen nur ein kleines Lumen frei. Die Ausführgänge besitzen niedere, kubische Epithelzellen, die bewimpert sind, sich blau tingieren, während die kleinen Kerne ungefärbt erscheinen. Der Endabschnitt der Speicheldrüsengänge verläuft im Bindegewebe, das die Nischen der Pharynxleitrinne ausfüllt.

**Ösophagus:** Sein Abgang ist dorsal von der Pharynxleitrinne, deren Falten in die Ösophaguswand überleiten. Das Lumen ist

durch 2 laterale Längsfalten in eine dorsale und eine ventrale Hälfte geteilt, aber auch die übrige Ösophaguswand ist durch kleine Vorwölbungen gefaltet. Die Epithelzellen sind kubisch bis zylindrisch, ziemlich dicht blauviolett angefärbt, dagegen zeigen die kleineren kugeligen Kerne keine Anfärbung, im vorderen Abschnitt tragen sie eine dünne Kutikula. Die Zellen an den seitlichen Längswülsten sind hochzylindrisch, stark violett angefärbt und tragen Cilien (Leitfalten). Außen ist der Ösophagus von einem kompakten Bindegewebsmantel umhüllt, der Fasern eingelagert zeigt. Im hinteren Abschnitt des Ösophagus, vor dem Übergang in den Kaumagen, greift der Cilienbesatz auf das ganze Ösophagus-epithel über (Abb. 3).

**Kaumagen:** Dieser Abschnitt des Darmkanals wurde bereits mehrfach anatomisch und histologisch untersucht, so von Guiart, am genauesten aber von Brown und Förster. Der vierkantige Querschnitt des Lumens wird durch die drei vorspringenden Kutikularplatten (Kauplatte) und die drei vorspringenden epithelialen Längswülste hervorgerufen. Das Epithel setzt sich aus niederen, kubischen Zellen zusammen, die sich mit

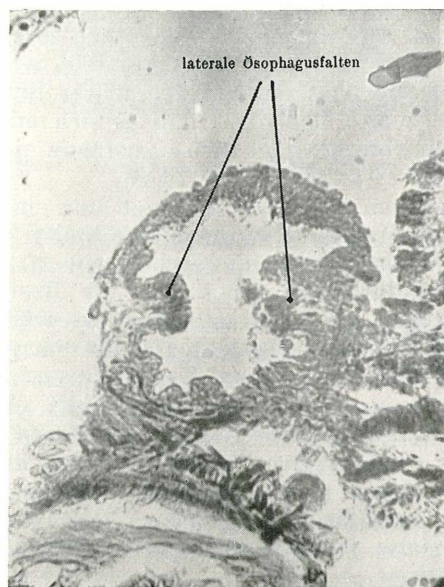


Abb. 3. Querschnitt durch den Ösophagus von *Philine aperta* L. 480 × vergr.

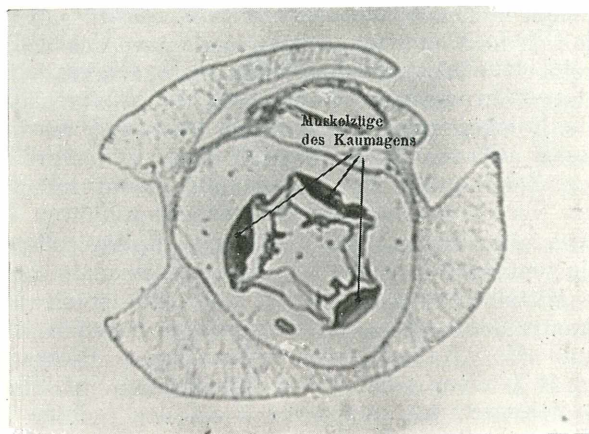


Abb. 4. Querschnitt durch den Mittelkörper und Kauagen von *Philine aperta* L.  
60  $\times$  vergr.

Mallory stark blauviolett färben, an der unteren Kante der Kauplatten werden die Zellen ganz flach. Das Epithel ist im ganzen Kaumagenabschnitt mit Kutikula überzogen, die bei den Kauplatten zu einer enormen Dicke anwächst. Die Kutikula zeigt eine homogene hellblaue Anfärbung und zeigt bei starker Vergrößerung eine schwache, parallel zur Epitheloberfläche verlaufende Streifung, die nach Förster auf eine periodische Abscheidung des „kalkig-hornigen“ Materials zurückzuführen ist. Senkrechte Linien in Zellbreite, die auf die Abscheidung von den Epithelzellen hinweisen, konnte ich an meinen Schnitten nicht beobachten. Knapp unter der freien Kante der Kauplatten findet sich eine Verdichtung der sonst homogenen Anfärbung, die wie eine Längsröhre aussieht und eine deutliche Ringelung zeigt, was durch stärkere und schwächere Anfärbung hervorgerufen wird. Ähnlich wie bei den Muskelzügen in der Pharynxregion sind die einzelnen Muskelzüge durch mit Mallory stark blau anfärbbare Bindegewebsfasern verbunden, die peripher einen dünnen, nur schwach tingierten plasmatischen Überzug besitzen, in dem die flachen Kerne hintereinander gelagert sind (Abb. 4). Förster bezeichnet sie als „Sehnen“, Brown nicht sehr glücklich als „horny layer“.

**Magen:** Das Verbindungsstück zwischen Kaumagen und eigentlichem Magen ist weiträumig und besitzt die gleichen niederen kubischen Epithelzellen wie der Kaumagen, ventral und dorsal

sind die Zellen mit einer dünnen Kutikula bedeckt, die seitlichen Wände sind jedoch bewimpert und zwischen den Epithelzellen sind vereinzelt Schleimbecherzellen eingelagert. Förster konnte letztere in seinen Schnitten im Verbindungsstück nicht finden. Die Bewimperung greift beim Übergang in den eigentlichen Magen auf das ganze Epithel über. Die stark rotviolett angefärbten Zellen sind im Magen mit einem hohen, dichten Cilienbesatz versehen. Von den Seitenwänden führen 5—7 hohe Längswülste, die von schmalen, hohen Epithelzellen gebildet werden, als ventrale Begrenzung in den gemeinsamen Ausführungsgang der Mitteldarmdrüse. Dieses kurze Endstück der Mitteldarmdrüsenauismündung wurde bereits von Bergh anatomisch erkannt und als „Gallenkammer“ bezeichnet. Dieses Endstück spaltet sich in je einen rechten und linken Gang auf, die ihrerseits wieder in Seitenzweige, und zwar 5 an der rechten Seite und 4 an der linken Seite, aufspalten. In der Region der Einmündung des unpaaren Endstückes des Mitteldarmdrüsenganges sind zwischen den Epithelzellen auch Schleimbecherzellen eingelagert. Der Übergang von den Mitteldarmdrüsenzellen in die bewimperten Magenellen erfolgt plötzlich ohne Zwischenformen. Förster und Brown erwähnen die unpaare Einmündung der Mitteldarmdrüse in den Magen; die Angabe Berghs, daß in die „Gallenkammer“ mehrere Sammelkanälchen der Mitteldarmdrüse einmünden, wird von ihnen nicht beschrieben. Dagegen zeigen meine Schnitte deutlich die Aufspaltung der beiden Hauptkanäle, womit sich also *Philine* nicht prinzipiell von den anderen untersuchten Cephalaspiden unterscheidet. Hoffmann nimmt als ursprünglich 2 primäre Hauptkanäle und Öffnungen an, sekundär dürfte die Aufspaltung der Hauptkanäle entstanden sein, die dann bis fast auf die Einmündung übergreift.

**Mitteldarmdrüse:** Das umfangreiche, kompakte Organ ist aus zahlreichen ineinander übergehenden Kanälchen zusammengesetzt. Über die Histologie findet man Angaben bei Frenzel 1886 und 1893, Förster u. Brown. Frenzel fand Keulenzellen mit öltropfenartigen, kugeligen Einschlüssen, es sind dies die Fermentzellen, die nach Förster von keulenförmiger Gestalt sind und in ihrem mittleren Abschnitt kugelige Einschlüsse besitzen, die gegen den apikalen Pol sich in feines Sekret auflösen und nach außen gelangen. Daneben fand Frenzel Keulenzellen mit Einschlüssen kugeligiger Gestalt, die eine konzentrische und radiäre Streifung besaßen, Hoffmann deutet sie als Xanthinkugeln und bezeichnet diese Zellen als Xanthinocyten, wie es vielfach bei den Eolidiaceen beschrieben wurde. Förster fand ähn-

liche Gebilde, glaubte aber keine Beziehung zu den Angaben Frenzels finden zu können. Frenzel beschreibt noch eine weitere Zellsorte, die er als „Kalkzellen“ bezeichnet (bei *Haminea hydatis*). Möglicherweise sind es die gleichen Zellen, die auch Förster bei *Philine* im distalen Ende der *Acinis* fand und als Regenerationsstadien der Fermentzellen ansah. Hoffmann glaubt, daß die strenge Lokalisation der Zellen dagegen sprechen würde und vermutet in ihnen Speicherzellen.

In unseren Schnitten zeigten die keulenförmig vorspringenden Fermentzellen ein hellviolett tingiertes Plasma, das im mittleren Zellabschnitt dicht von kugelförmigen Einschlüssen erfüllt war. Die Einschlüsse weisen verschiedene Färbungen auf, die alle durch Übergänge miteinander verbunden sind. So findet man eine Farbtönung von Rotviolett über Blauviolett bis Hellblau. Gegen das distale Zellende verschwinden die Einschlüsse, und das Zellumen ist von feiner Granula erfüllt. Im stark rötlich gefärbten basalen Zellabschnitt der Zellen liegt der kugelige bis ovoide große Kern mit einem deutlich erkennbaren Nukleolus. Sehr auffällig sind die „Speicherzellen“, die in den blinden Enden der *Acinis* liegen. Es sind riesige Zellen von dreieckiger Gestalt im Querschnitt, mit breiter Basis und nach oben zu stark verjüngt. Das Plasma färbte sich mit Mallory ziemlich homogen rotviolett, und nur gegen die Basis zu geht der Farbton in ein stärkeres Blauviolett über. Der große, zentral gelegene Kern ist intensiv orangefarbig angefärbt. In einzelnen Zellen finden sich im Plasma besonders distal kleine, dunkelblaue Granulakügelchen angehäuft, was auf eine Speicherfunktion dieser Riesenzellen hindeuten würde. Schließlich wären noch die sog. „Xanthinocythen“ zu erwähnen, die sich auf unseren Schnitten fanden. Es waren dies niedere, keulenförmige Zellen, meist nur halb so hoch wie die eigentlichen Fermentzellen, und fast ihr ganzes Zellumen war von einer Vakuole erfüllt, die meist zu traubenförmigen Klumpen liegende Kügelchen enthielt. Sie zeigten aber keine Struktur, Streifung oder Anfärbung und sind hell, stark lichtbrechend.

**Darm:** Das relative lange Endstück des Verdauungskanal liegt in mehreren Windungen und wurde sowohl anatomisch wie histologisch von Brown und Förster beschrieben. Im Querschnitt zeigt es auf unseren Schnitten ein Lumen, das von 10 bis 15 Längsfalten durchzogen wird, die sich von der Magenwand herleiten und als Leitfalten bezeichnet werden können. Die Zellen unterscheiden sich weder gestaltlich noch in der Färbbarkeit von den Magenzellen, nur sind die Wimpern etwa doppelt so lang. Die becherförmigen Schleimzellen, die Förster schon erwähnt,

sind nur vereinzelt zwischen den Epithelzellen eingestreut. Der Enddarm weist schließlich 8 Längsfalten auf, wobei zwischen 4 hohen Falten je eine niedere zu finden ist. Das Epithel ist aus niederen kubischen Zellen zusammengesetzt und ebenso wie der Mitteldarm von einer zarten Bindegewebsschichte umhüllt, in der in der Anusregion, die sich auf eine kleine Papille öffnet, Ringfasern eingelagert sind und einen Sphinkter bilden.

### *Aplysia depilans* L. juv.

Zur Untersuchung gelangte die Schnittserie eines Exemplars, das am Eingang der Grotta Tuffo-tuffo bei Capo di Sorrento im Golf von Neapel auf *Corallina* in 2 m Tiefe gesammelt wurde. Das Exemplar war juvenil.

**Mundöffnung:** Über Anatomie und Histologie von *Aplysia* gibt es bereits eine umfangreiche Literatur, die auch teilweise den Darmkanal berücksichtigte. Die älteren Arbeiten von Cuvier 1803, Zuccardi 1891, Mazzarelli 1893 beinhalten fast ausschließlich anatomische Angaben. Histologische Untersuchungen wurden von Enriques 1901, Schaffer 1913, Hörstadius 1933 unternommen, während Eales 1920/21 eine Monographie über *Aplysia* zusammenstellte.

**Mundöffnung:** Der vertikale Mundspalt ist ventral offen und zeigt seitliche Einbuchtungen. Das Mundepithel setzt sich aus hochprismatischen Zellen zusammen, deren distales Ende sich etwas verbreitert und dicht mit dicken Wimpern besetzt ist, die an manchen Stellen verklebt erscheinen. Das streifig strukturierte Plasma zeigt eine violette Anfärbung, die sich besonders am distalen Rand zu einem Randstreifen verstärkt. Zwischen den Epithelzellen sind azidophile, rosa gefärbte Schleimbecherzellen eingelagert, deren Auftreten auch von Eales erwähnt wird.

**Mundhöhle:** Das Lumen zeigt im Querschnitt eine  $\perp$ -Gestalt. Die Mundhöhlenwände sind stark gefaltet, und Eales beschreibt 12—20 Längsfalten, die eine starke Ausdehnung dieser Region erlauben. Die Zellen sind hoch und schmal und sind von einer homogenen, dicken Kutikula überzogen, die fast die Hälfte der Zellhöhe an Dicke erreicht. Schleimbecherzellen finden sich nur verstreut zwischen den Epithelzellen. Unter der dünnen Basalmembran des Epithels liegt eine dünne Schichte faserigen Bindegewebes, das durch seine starke Blaufärbung auffällt. Die Zwischenräume, die durch die Falten der Mundhöhlenwand gebildet werden, sind von kompakten Polstern chondroider Zellen (Abb. 5) erfüllt. Die chondroiden Zellgruppen bilden die Inser-

tionsstellen für die zahlreichen Protacorenfasern, die von der Rüsselhaut an die Mundhöhlenwand herantreten. In der dorsalen und ventralen Hälfte bietet sich auch dem Oralsphinkter Insertionsmöglichkeit, und seine Fasern strahlen in die Zwischensubstanz der chondroiden Zellpolster ein. Eigenartigerweise werden diese sehr auffallenden Zellgruppen, die auch den Radulastützpolster aufbauen, von den Autoren nur in dieser Region, aber nicht in der Mundröhrenregion erwähnt.

Im hinteren Abschnitt der Mundhöhle, am Übergang zum Pharynx, verstreichen die seitlichen Faltungen, die Wand ist glatt

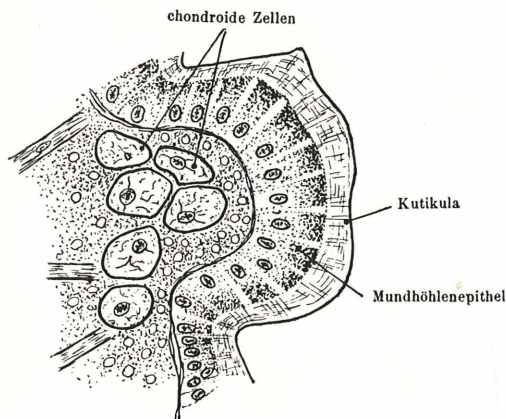


Abb. 5. Querschnitt durch die Mundhöhlenwand von *Aplysia depilans* L., 700  $\times$  vergr.

und zeigt nur mehr ventral zwei seitliche Ausbuchtungen als Leitinnen. Auch die chondroiden Zellen sowie das sie umhüllende kompakte Bindegewebe, das von Fasern durchzogen ist, treten zurück, und die Wände werden nur mehr von den Muskelzügen der Pharynxmuskulatur umhüllt. Am Pharynxeingang erreichen die Epithelzellen eine besondere Höhe und fallen durch ihre starke längsgestreifte Strukturierung auf. Die hohe Kutikula mit unregelmäßiger Oberfläche ist intensiv homogen blau tingiert und in ihr steckt, am Anfang der Kieferplatten, je Zelle ein kutikulares Stiftchen, die in ihrer Gesamtheit die Platten mosaikartig zusammensetzen. Die Stiftchen fallen gegenüber der einheitlichen Kutikula durch ihre orangerötliche Färbung auf, die an der Basisregion besonders stark ist, gegen das freie Ende zu jedoch

verblaßt, was darauf hinweist, daß das Stiftchen an der Schneide dünner, durchsichtiger ist. Die Schneide ist meist gesägt und mit verschiedenen starken Zähnen versehen, oft aber auch glatt. Die Kiefersäulchen erreichen schließlich eine beträchtliche Höhe und sind dann mehr als 5mal so hoch als breit. Dadurch, daß die Säulchen in der Kutikula stecken und nur über sie hinwegragen, ist es zu erklären, daß die beiden Kiefer bei der Sektion als zusammenhängende Platte sich abheben lassen. Eales schreibt, daß sie durch ein „semi-cartilaginous“ Gewebe verbunden sind, ein Ausdruck, der nicht sehr glücklich ist, da es sich ja nur um die ver-

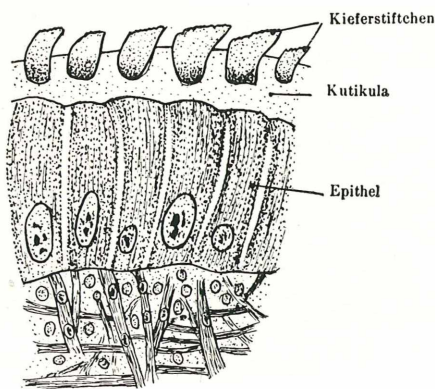


Abb. 6. Querschnitt durch die Mundhöhlenwand von *Aplysia depilans* L. im Bereich der Kiefer., 700  $\times$  vergr.

stärkte Kutikula handelt, die einheitlich die ganze Pharynxoberfläche bedeckt, wie es auch MacFarland 1918 bei *Dolabella* beschreibt (Abb. 6). Die Muskelfasern, welche die Pharynxwand und damit die Kiefer bewegen, setzen direkt an die Basalmembran der Epithelzellen an, und die faserige Struktur findet ihre Fortsetzung in der Längsstreifung der säulcentragenden Epithelzellen.

**Pharynx:** Das Pharynxlumen erweitert sich in seinem vorderen Abschnitt zu einer flaschenförmigen Gestalt, bis es schließlich durch die Vorwölbung der radulatragenden Zunge ventral in zwei Pharynxtaschen geteilt wird. Die Epithelzellen werden flacher und bilden in den dorsalen und ventralen Abschnitten ein richtiges Plattenepithel, auch die Kutikula ist nur mehr schwach

entwickelt. Dorsal faltet sich im hinteren Pharynxabschnitt die T-förmige Pharynxleitrinne ab, in die seitlich die Speichelgänge einmünden. Das Epithel wird im Dach der dorsalen Leitrinne von kubischen, niederen Zellen gebildet, die einen großen kugeligen Kern besitzen und von einer schwachen Kutikula überzogen sind. An den Seitenwänden sind die Zellen hoch zylindrisch, schlank und mit einer starken, scharf abgesetzten Kutikula.

An den Außenwänden der Pharynxtaschen, die stark gefaltet sind, erscheinen die Epithelzellen stark bauchig erweitert, mit abgerundeten distalen Flächen, sie sind nur basal angefärbt und blassen gegen das freie Ende zu aus. Die Innenwände werden von einem Plattenepithel gebildet, das keine Kutikula erkennen läßt, gegen den Zungenboden nimmt es rasch an Höhe zu, die Zellen, auf denen die Basalmembran der Radula ruht, sind stark rot-violett angefärbt und zeigen eine deutliche Längsstreifung. Es sind jene Zellen, an denen die Faserzüge des Radulastützpolsters ansetzen. Der Radulastützpolster ist in seiner Hauptmasse aus chondroiden Zellen aufgebaut. Es sind dies große, polygonale Zellen mit zart anfärbbarem Plasma erfüllt, das stärker nur an den Zellrändern auftritt, wo auch der kleine, kugelige Kern eingelagert ist. Die Zellen sind durch eine dünne, lamellöse Zwischensubstanz voneinander getrennt. Dazwischen gelagert sind die einstrahlenden Faserzüge der an den paarigen Polstern chondroider Zellen ansetzenden Muskelzüge. Die „Knorpelzellen“ von Aplysia wurden bereits von S e m p e r erkannt, genauer histologisch von S c h a f f e r untersucht, und E a l e s fand sie mehr auf die peripher liegenden Mittelschichten der Zungenpolster beschränkt, während sie bei meinen Schnitten die ganzen Zungenpolster aufbauen. Eine Beschreibung der äußeren Pharynxmuskulatur gab bereits C u v i e r, der Pro- und Retraktoren abbildet, die von den Pharynxwänden zur inneren Rüsselhaut führen. Von den inneren Pharynxmuskeln, die den Zungenbulbus bewegen, findet man Angaben bei M a z z a r e l l i, die von E a l e s zitiert werden. Beide Autoren fanden drei große Muskelgruppen, ein Paar *Musc. lateralis anterior*, ein Paar *Musc. superiores posterior* und einen *Musc. basalis*. An den Schnitten lassen sich noch einige Faserzüge unterscheiden, die am Aufbau des Zungenkomplexes teilhaben. Die beiden Polster chondroider Zellen sind an ihrer Innenseite durch einen Querfaserzug verbunden, den man *Musc. transversus inferior* nennen könnte. Sowohl an ihrer Vorder- als auch an der Hinterseite sind die Stützpolster von zwei sie umgreifenden Faserzügen verbunden, die *Musc. lateralis rotellae*. Durch ihre Kontraktion werden in Zusammenarbeit mit dem *M. transversus* die Stützpolster abgespreizt

und wieder geschlossen, dadurch die Radulamembran gespreizt und die Zähne abgestreckt, ähnlich wie es auch *Philine* zeigt. Am Spannen der Radula wirken auch Faserzüge mit, die von der Dorsalkante der beiden Stützpolster an die Basalmembran des Zungenbodenepithels führen, wobei der äußere Diagonalfaserzug ein Spannen bewirkt, der innere dagegen als Antagonist die Radula beim Rückzug einfaltet. Ein starker Faserzug führt außer-

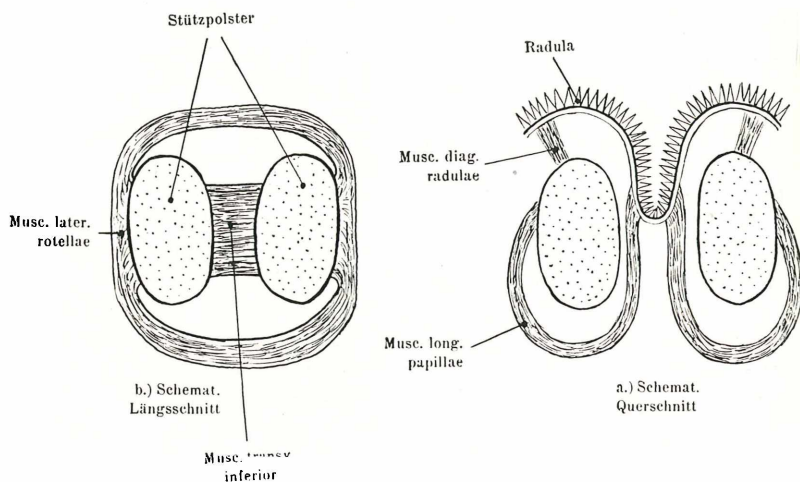


Abb. 7. a.) Schematischer Querschnitt durch den Pharynx von *Aplysia depilans* L. zur Demonstrierung der Zungenbodenmuskeln.

b.) Schematischer Längsschnitt durch den Pharynx von *Aplysia depilans* L. zur Demonstrierung der Zungenbodenmuskeln.

dem noch von der hinteren lateralen Außenseite der Stützpolster nach ventral, wo er sich umschlägt und schräg nach innen an die dort abstehende Radulascheide führt, der *Musc. longitudinalis papillae*, der ein Rückzieher der Radulascheide ist (Abb. 7).

Eine Eigenart der *Aplysia*-Arten sind die sog. „Gaumenzähne“, die am freien Ende der Pharynxleitrinne zu finden sind und ähnlich wie die Kiefersäulchen sich als stabförmige Abscheidungen der Kutikula erweisen.

**Radula:** Die bei den Anaspideen einheitlich gebaute Radula besitzt bei den *Aplysia*-Arten die Formel von 15—45 . 1 . 15—45. Die Schneiden der Lateralzähne sind meist reichlich dentikuliert, und die Rhachiszähne besitzen eine dreieckige Grundplatte, die am

Hinterrand eingebuchtet ist. Abbildungen geben Hoffmann und Eales.

**Speicheldrüsen:** Die Drüsenzellen der lang schlauchförmigen Speicheldrüsen sind breit kubisch und zeigen das gleiche Aussehen, wie es bei *Philine* beschrieben wurde, d. h. es war nur eine Zellart festzustellen, deren Inhalt stark schollige, dunkelblau anfärbbare Granulis waren (basophile). Im Ausführkanal, der in den

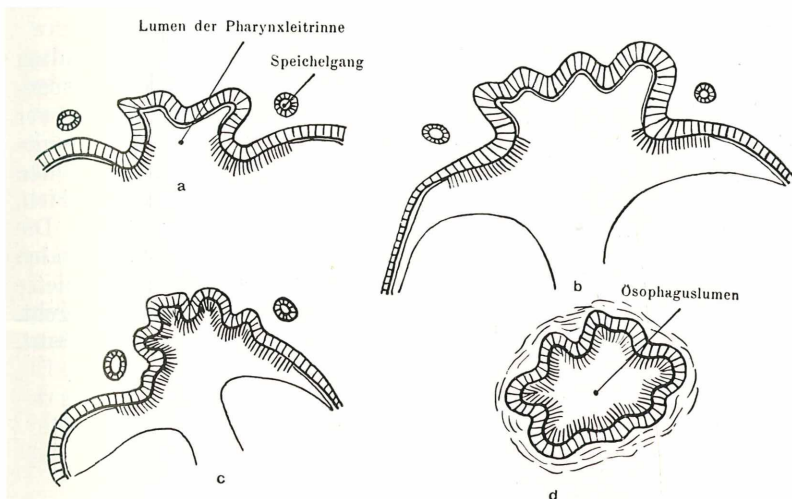


Abb. 8. a—d: Querschnittsserie vom Übergang der Pharynxleitrinne in den Ösophagus von *Aplysia depilans* L., etwa 300 × vergr.

Nischen der Pharynxleitrinne verläuft, werden die Zellen niedriger, zeigen keine Inhaltsstoffe mehr und sind bewimpert.

**Ösophagus:** Am Übergang von der Pharynxleitrinne in den Ösophagus legt sich das dorsale Dach der Leitrinne in mehrere Längsfalten, die in den Ösophagus übergehen und als Leitfalten bezeichnet werden können. Die Bewimperung des Epithels tritt zuerst an den vorspringenden Kanten der Leitrinne auf, um beim Übergang in den eigentlichen Ösophagus auf das ganze ihn auskleidende (Abb. 8) Epithel übergreifen. Der eigentliche Ösophagus zeigt ein weites Lumen, und seine Wand ist in zahlreiche vorspringende Längsfalten gelegt. Die hochprismatischen Ösophaguszellen sind stark vakuolisiert, bewimpert und haben auf unseren Schnitten entgegen den Angaben, die Eales macht, zahlreiche Schleimbecherzellen eingelagert, die sich in den verschie-

densten Sekretionsstadien befinden. Sie sind besonders an den Spitzen der vorspringenden Längsfalten angehäuft. Beim Übergang in den Kaumagen erweitert sich das Lumen des Ösophagus, und die mit Drüsenzellen angehäuften Längswülste springen wie Zotten in den Hohlraum vor. Die Wimpern an den Epithelzellen verschwinden allmählich und werden von einer zarten Kutikula abgelöst. Der Ösophagus ist von einer dünnen inneren Ringmuskelschichte umhüllt, die sich am Übergang zum Kaumagen etwas verstärkt und der außen noch eine Längsmuskelschichte anliegt.

**Kaumagen:** Sein Lumen ist weit und geräumig, die Falten und Wülste verstreichen allmählich. Das Epithel trägt die sogenannten Kauplatten, die kutikulare Abscheidungen besonderer Zellbezirke darstellen. An den Stellen, wo Kauplatten abgeschieden werden, setzt sich das Epithel aus hochprismatischen Zellen zusammen, die gemeinsam eine kleine, umgrenzte Schüssel bilden, in der die Kauplatte mit ihrer breiten Basisfläche aufsitzt. Die Zellen, deren kugelige bis ovoide Kerne fast den ganzen basalen Zellraum erfüllen, zeigen in diesem Abschnitt eine rötlichviolette Anfärbung, die gegen das freie Zellende in eine bläuliche übergeht, während die abgeschiedene Kutikula, die den Magen Zahn aufbaut,

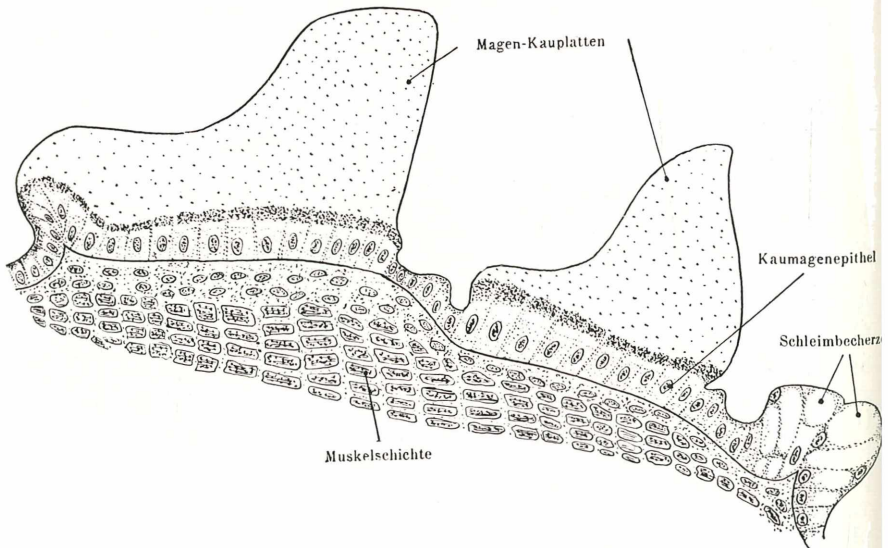


Abb. 9. Querschnitt durch die Wand des Kaumagens von *Aplysia depilans* L., etwa 700  $\times$  vergr.



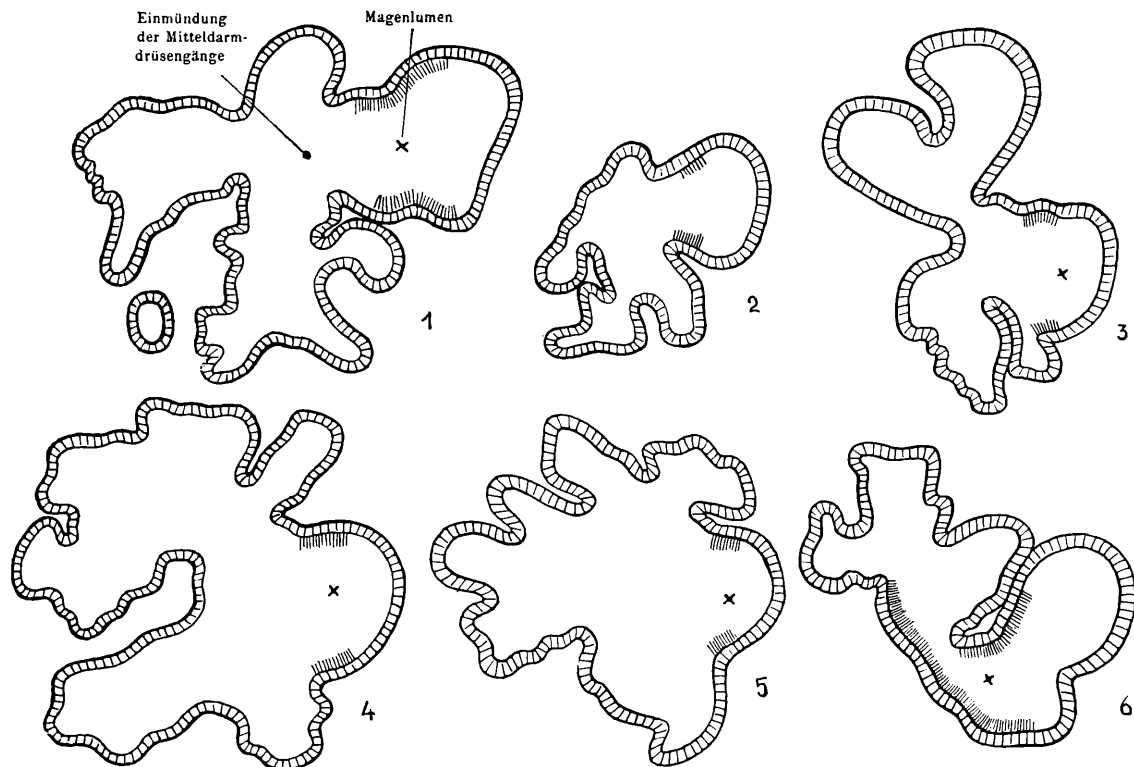


Abb. 10a (1—6): Querschnittserie durch den Magen und das Coecum von *Aplysia depilans* L., etwa 200  $\times$  vergr.

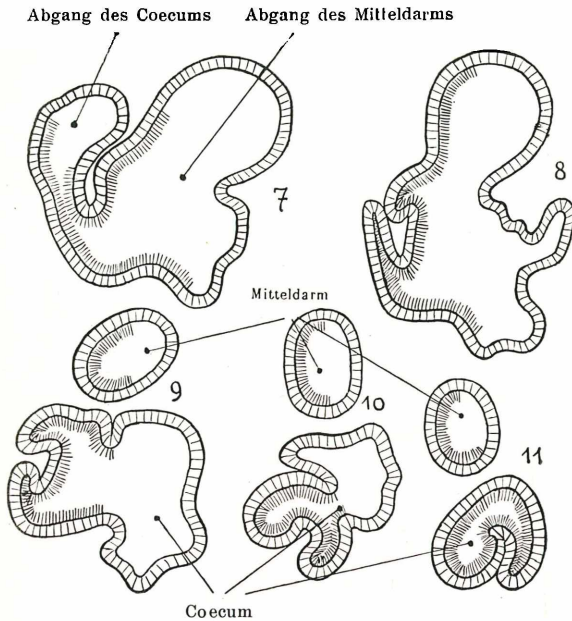


Abb. 10b (7–11): Querschnittsserie durch den Magen und das Coecum von *Aplysia depilans* L., etwa 200  $\times$  vergr.

Oberfläche des Coecums ist mit feinen Wimpern bedeckt, und zwischen den Epithelzellen sind Schleimbecherzellen eingelagert, die sich am blinden Ende, besonders dorsal, anhäufen (Abb. 11).

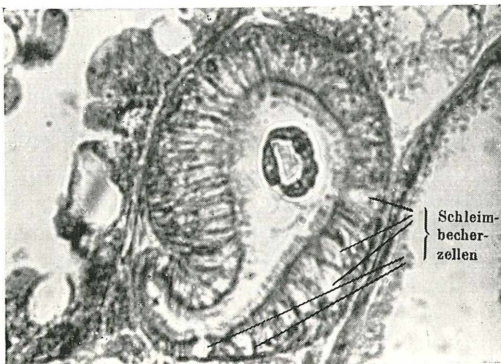


Abb. 11. Querschnitt durch den hinteren Coecumabschnitt von *Aplysia depilans* L., 300  $\times$  vergr.



um die sich schließlich das eindiffundierte Chlorophyll konzentriert. Auch auf unseren Schnitten zeigen die kugelig vorspringenden, stark anfärbbaren Fermentzellen im basalen Abschnitt mehr schollige Inhaltskörper, die gegen das freie Zellende zu allmählich in feine Granula übergehen. Die Anfärbung mit Mallory zeigt basal eine rötlichblaue Tingierung, die gegen distal in ein Blaugrau übergeht. Daneben finden sich kleinere, kugelige Zellen, deren Inhalt von großen Vakuolen erfüllt, die meist leer, manchmal aber mit feiner Granula versehen sind und als die in bezug ihrer Funktion noch als problematisch aufgefaßten „Speicherzellen“ (Hoffmann) zu bezeichnen wären. Die Ausführgänge in den Magen sind mit einem niederen Flimmerepithel ausgekleidet.

**Mitteldarm und Enddarm:** Der in zahlreiche Schlingen gelegte Mitteldarm ist im Querschnitt ziemlich weitlumig, seine Wand ist in leichte Falten gelegt und die Epithelzellen nieder, mit breiter

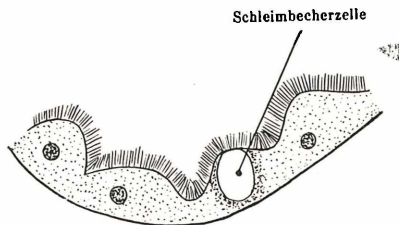


Abb. 12. Querschnitt durch die Wand des Mitteldarmes von *Aplysia depilans* L., 480  $\times$  vergr.

Basis und bauchig gegen das Lumen vorspringend. Zellgrenzen sind schwer zu unterscheiden, die Bewimperung ist fein und dicht. Zwischen den Epithelzellen sind einige Schleimbecherzellen eingelagert (Abb. 12). Die dünne Muskularis, welche den Mitteldarm umhüllt, verstärkt sich gegen den Enddarmabschnitt, um beim Anus einen Sphinkter zu bilden. Das Lumen des Enddarmes ist durch zehn hohe, vorspringende Längsfalten, die gegen den Anus zu führen, stark eingeeengt. Die Epithelzellen sind nieder, kubisch, und ihre Zellkerne erfüllen fast das ganze Zellumen. Schleimbecherzellen sind spärlich eingelagert, dagegen sind die Epithelzellen mit einem dichten, hohen Flimmerbesatz versehen (Abb. 13).

#### *Thuridilla splendida* Bergh.

Das untersuchte Exemplar entstammte einer Probe, die am Eingang der Grotta Tuffo tuffo am Capo di Sorrento (Golf von Neapel) aus 2 m Tiefe entnommen wurde (Starmühlner 1955).

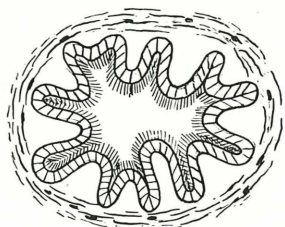


Abb. 13. Querschnitt durch den Enddarm von *Aplysia depilans* L. 200 × vergr.

Über die Mikroanatomie und Histologie von *Thuridilla* findet man in der Literatur nur sehr spärliche Angaben, und diese stammen von Bergh 1870—1892, der das Tier zum ersten Male beschrieb. Über verwandte Formen findet man Angaben bei Bruel 1904 über *Caliphylla mediterranea*, Henneguy 1925 über *Elysia viridis* und Fedele 1926 über die Mitteldarmdrüse der *Ascoglossa*.

**Mundöffnung:** Die Epithelzellen der spaltförmigen Mundöffnung sind kubisch, mit großen ovoiden Kernen und zart bewimpert. An der dorsalen Fläche der Mundspalte werden sie hochzylindrisch und bilden einen vorspringenden Längswulst. Die zwischen den Epithelzellen einmündenden subepithelial gelegenen

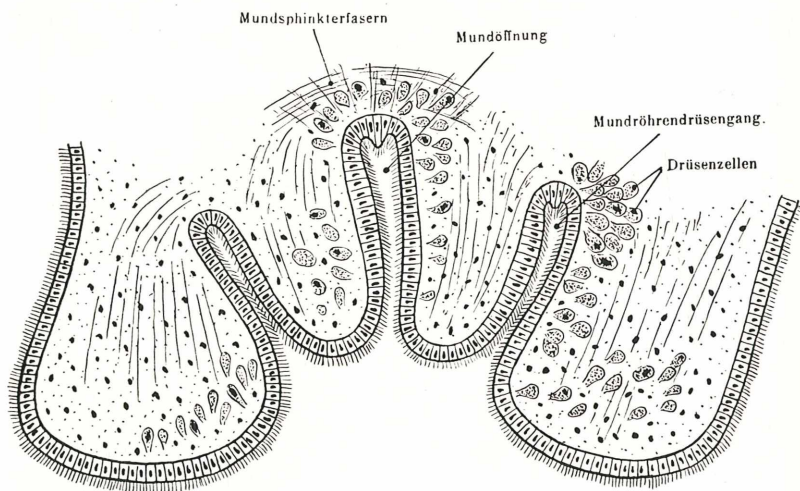


Abb. 14. Querschnitt im Bereich der Mundöffnung von *Thuridilla splendida* Bergh, etwa 200 × vergr.

hirnförmigen Schl. z. sind besonders im dorsalen Abschnitt angehäuft, so daß man von Lippendrüsen sprechen kann. Im rückwärtigen Abschnitt der Mundspalte am Übergang zur Mundhöhle finden sich die hellblau tingierten Schleimdrüsen, besonders unter zwei Längsfalten, die sich am Mundspaltendach abgefaltet haben. Die Mundspalte ist von kompaktem Bindegewebe umhüllt, das an der dorsalen Fläche von Ringfasern, die den Mundsphinkter bilden, durchzogen ist (Abb. 14).

**Mundhöhle:** In die ventrale Hälfte der Mundhöhle mündet der große Drüsenkomplex der Mundröhrendrüsen. Br u e l unterschied zwei große Drüsenpakete bei *Caliphylla*, die mittleren Mundröhrendrüsen und hinteren Mundröhrendrüsen. Die ersteren werden aus kurzen gestielten Drüsenkölbchen gebildet, wobei jedes Kölbchen aus mehreren Zellen besteht. Die letzteren bestehen dagegen aus typisch mukösen Drüsenkölbchen, münden in den Endteil der Mundröhre und können den Pharynx bis zur Hälfte bedecken. Bei *Thuridilla* läßt sich an den Schnitten nur ein einziger großer Komplex feststellen, der mit einem eigenen Gang, der ventral der Mundhöhle verläuft, in die Mundhöhle übergeht. Das Lumen des Drüsen-

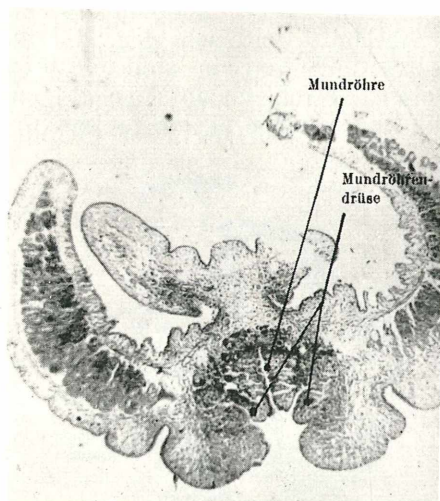


Abb. 15. Querschnitt im Bereich der Mundröhre (Vorderkörper) von *Thuridilla splendida* Bergh., 20 × vergr.

ganges ist in seinem hinteren Abschnitt ziemlich flach, nur an den Seiten etwas ausgebuchtet, hier ist auch kein eigenes Epithel zu unterscheiden. Die Wand wird von den Drüsenkölbchen gebildet, die hier dicht nebeneinander ausmünden. Im vorderen Abschnitt zeigt der Ausführkanal neben einem mittleren Abschnitt noch zwei seitliche Taschen. Er ist hier von niederen Epithelzellen ausgekleidet, die zum größten Teil bewimpert sind, und nur am beiderseitigen Umschlag, von den Seitentaschen in den mittleren Abschnitt, tritt an die Stelle der Wimpern eine dünne Kutikula (Abb. 15). Die beiden Seitentaschen gehen am Beginn der Mundhöhle schließlich gemeinsam mit dem spaltförmigen Lumen der vorderen Mundhöhle in die ventral offene Mundspalte über. Im Gegensatz zu den kolbenförmigen Drüsenzellen der „Lippendrüse“, die einzeln zwischen den Epithelzellen ausmünden, bilden die großen Drüsenzellen des Mundröhrendrüsenkomplexes, ähnlich wie es Br u e l bei *Caliphylla* beschrieb, gestielte Drüsenkölbchen, wobei jedes Kölbchen aus mehreren Zellen gebildet wird. Die Zellen weisen verschiedene Sekretionsstadien auf; so findet man einerseits bei Malloryfärbung körnige Inhaltskörper mit grellrot-azidophiler Anfärbung und andererseits einen homogenen hellblau-basophil-tingierten Inhalt.

Der vordere Abschnitt der Mundhöhle läßt einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt unterscheiden, die durch beiderseits vorspringende Seitenwände getrennt sind und beide seitliche Ausbuchtungen aufweisen. Sowohl im dorsalen als auch im ventralen Abschnitt sind die Epithelzellen nieder kubisch, nur an den beiden

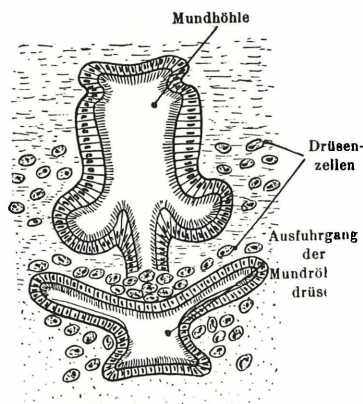


Abb. 16. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Mundröhre von *Thuridilla splendida* Bergh., etwa 200  $\times$  vergr.





finden sich wieder Schleimbecherzellen eingelagert, die in den verschiedensten Sekretionsstadien sind. Von der rechten und linken Seite des hinteren Magensackes zweigen schließlich die Mitteldarmdrüsengänge ab, die in engen Windungen und Schleifen die Nebengänge aufnehmen. Nach Abgang der Gänge verläuft der Magensack nur mehr als kurzer Blindsack nach hinten.

**Mitteldarmdrüse:** Bei den Saccoglossen bleibt die linke und rechte Drüse getrennt und mündet, wie bereits oben erwähnt, auch bei *Thuridilla* mit zwei Gängen in den Magen. Die Drüse selbst ist typisch tubulös gebaut. Die einzelnen Tubulis vereinigen sich zu zahlreichen Nebengängen, die sich weit in die Parapodien verästeln. Diese Nebenäste münden in die Seitengänge, die als vorderer und hinterer Hauptstamm in je einen rechten und linken Hauptausführungsgang übergehen. Der Übergang des flachen Plattenepithels des Magens in die kubischen Zellen der Ausführungsgänge erfolgt allmählich, indem die Zellhöhe kontinuierlich zunimmt, bis sie ungefähr die Basisbreite der Zellen erreicht. Die Zellen des Ausführungsganges zeigen bereits die gleichen Einschlüsse wie die eigentlichen, aber fast doppelt so großen Drüsenzellen in den Tubulis. An den hochprismatischen Zellen ist bei unseren Schnitten fast keine Zellabgrenzung zu erkennen. Bereits Brüel bei *Hermaea denrilica* und *Caliphylla*, H e m e g u y bei *Elysia viridis* fanden nur eine Zellart in der Mitteldarmdrüse vor, die als Fermentzelle bezeichnet wird. Brüel fand diese Zellen nach längerem Hungern frei von Einschlüssen und nur im Plasma einige große, leere Vakuolen. Bei Nahrungsaufnahme zeigten dieselben Zellen eine Aufnahme von Chloroplasten, die phagozytiert und intrazellulär verdaut wurden. Somit wurde bei diesen Zellen nicht nur die Abgabe von Verdauungsfermenten, sondern auch die Aufnahme von Nahrung nachgewiesen, wobei dieser Vorgang von Phagozytose von H ö r s t a d i u s bei *Hermaea* bestätigt wurde. Auch an unseren Schnitten sind die Zellen von Vakuolen erfüllt, die Kügelchen homogener Färbung beinhalten, die sich aber auch außerhalb der Zellen im Lumen der Gänge vorfinden und als Chloroplasten aus der aufgenommenen Pflanzennahrung anzusehen sind. Auch der Vorgang der intrazellulären Verdauung dieser Chloroplasten ist an den Schnitten schön fixiert dargestellt. Distal liegen die größten Kugeln, noch ähnlich jenen, die frei im Lumen der Gänge zu finden sind. Gegen die Mitte zu nehmen die Kugeln an Größe ab, ihre Färbung geht von Grün in ein Gelbgrün über, um schließlich an der Basis aufgelöst in Granulaform fein verteilt im Plasma zu liegen. Der basal gelegene Zellkern färbt sich mit Mallory leuchtend karminrot und zeigt eine unregelmäßige Gestalt.

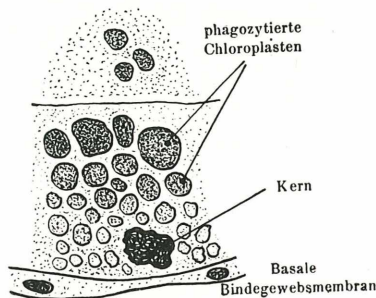


Abb. 17. Mitteldarmdrüsenzellen von *Thuridilla splendida* Bergh., etwa 700  $\times$  vergr.

Die von Bruel erwähnten rundlich-ovalen Zellen, wie sie Henneguy auch bei *Elysia* fand und die von Hoffmann als Speicherzellen (ähnlich den Vakuolenzellen der *Aeolidier*) gedeutet werden, fanden sich in unseren *Thuridilla*-Schnitten nicht (Abb. 17).

**Mittel- und Enddarm:** Nach Abgang vom Magen verstreichen allmählich die dorsalen Falten, die aus dem Magen herüberleiten, dafür wölbt sich von ventral eine Typhlosolisfalte vor, welche das Lumen des Darmes in zwei Hälften teilt. Sein Epithel wird von niederen, kubischen Zellen gebildet, die sich einheitlich blauviolett anfärben und große, kugelige Kerne besitzen. Die Typhlosolis besitzt höhere, mehr prismatische Zellen und weist besonders lange Wimpern auf, die fast doppelt so hoch wie die Zellen

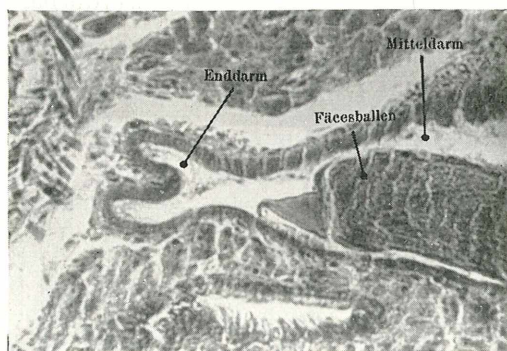


Abb. 18. Längsschnitt durch den Übergang vom Mittel- in den Enddarm von *Thuridilla splendida* Bergh., 220  $\times$  vergr.



anfärbbare, dünne, bindegewebige Tunika aufweisen, welche mehrere Drüsenzellen (3—6) umhüllt. Zwischen dieser Tunika, die flache, platte Kerne zeigt, schiebt sich an verschiedenen Stellen zartes, weitmaschiges Bindegewebe und vereinzelt Muskelfasern. Die riesigen Drüsenzellen in den Paketen zeigen im Schnitt einen blasenförmigen Drüsenteil, der von zart blau tingiertem Sekret erfüllt ist, das ein zartes Netzwerk bildet. An den Drüsenteil schließt sich der schlauchförmige Ausführkanal der Drüse an, der mit den Ausführkanälen der Nachbarzellen in den gemeinsamen

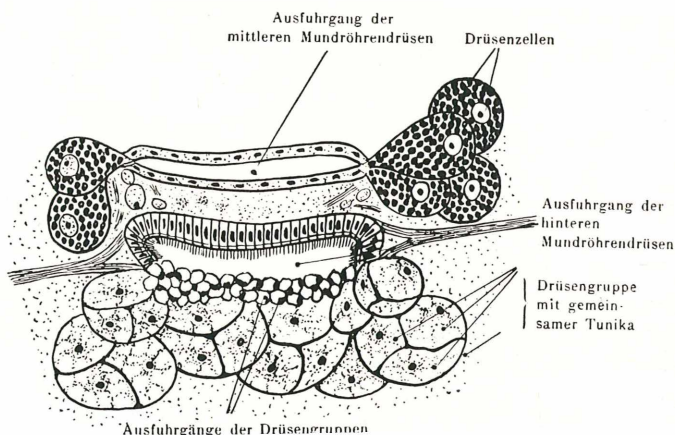


Abb. 19. Querschnitt durch die Ausführungsgänge der Mundröhrendrüsen von *Limapontia* sp., etwa 300 × vergr.

Ausführungsgang mündet Die Zellkerne dieser Drüsenzellen sind klein und stets wandständig. Der gemeinsame Ausführungsgang dieses Drüsenkomplexes liegt im Querschnitt unter dem Gang der mittleren Mundröhrendrüsen. Er weist nur dorsal ein stark violett anfärbbares hochprismatisches Epithel auf, das einen starken Besatz feiner Cilien zeigt, während die ventrale Fläche des Ganges von den dicht nebeneinander stehenden Ausführkanälen der Drüsenzellenpakete gebildet wird (Abb. 13).

**Mundhöhle:** Der bereits erwähnte röhrenförmige, kurze Mundhöhlenabschnitt ist von einem dünnen Plattenepithel ausgekleidet, das eine stark blau anfärbbare Kutikula trägt.

**Pharynx:** Ähnlich wie bei *Thuridilla* ist fast das ganze röhrenförmige Pharynxlumen vom stark muskulösen Zungenpolster erfüllt, der Radulascheide und Ascus umhüllt. Das sehr dünne



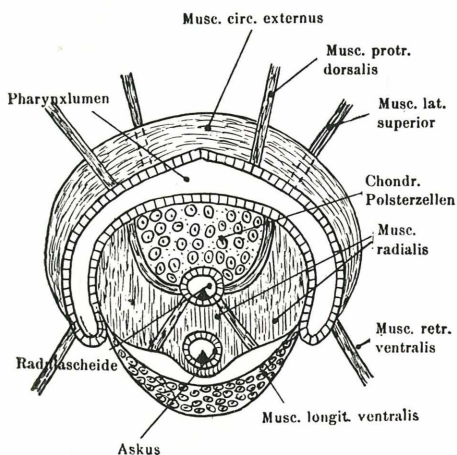


Abb. 20. Schematischer Querschnitt durch den Pharyngealbulbus von *Limapontia* sp.

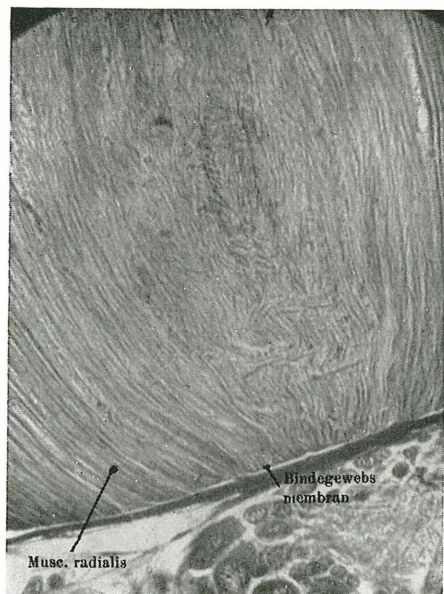


Abb. 21. Querschnitt durch den *Musc. radialis* von *Limapontia* sp., 750 × vergr.

**Speicheldrüsen:** Sie führen als zwei lange Schläuche beiderseits des Ösophagus. Ihr hinterer, breiter, bandförmiger Abschnitt ist nur aus Drüsenzellen aufgebaut. Diese Zellen sind an der Basis breiter und verschmälern sich gegen das freie Ende zu. Im Querschnitt liegen 5—6 Zellen und lassen nur ein kleines, röhrenförmiges Lumen frei. Sie sind prall gefüllt mit braunrot gefärbten Sekretgranulis, die an der Zelloberfläche ins Lumen übertreten und teilweise auch hier zu finden sind. Die kugeligen roten Kerne liegen zentral und sind nur schwer unter den Sekretkörnern zu finden. Zwischen den Drüsenzellen finden sich noch schmale Stützzellen mit verbreitertem freiem Ende, das bewimpert ist. Diese Zellen sind schwach blau angefärbt (Abb. 22). Gegen den Aus-

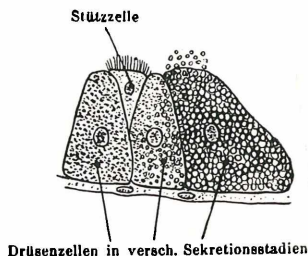


Abb. 22. Zellen aus der Speicheldrüse von *Limapontia* sp. in verschiedenen Sekretionsstadien, etwa 700  $\times$  vergr.

fuhrkanal zu gehen die hohen Drüsenzellen allmählich in niedere Zellen über, die sich mehr bläulich anfärben. Schließlich verschwinden auch diese Zellen, und die Wand wird von einem niederen Plattenepithel gebildet, das keine Zellgrenzen erkennen läßt und deren kugelige Kerne fast das ganze Zellumen erfüllen.

**Ösophagus:** Die Wand ist in zahlreiche vorspringende Längsfalten gelegt. Das schwach bläulich angefärbte Epithel läßt keine Zellgrenzen erkennen, es besitzt zentral gelegene, ellipsoide Kerne und einen dichten Wimperbesatz. Schleimbecherzellen in den verschiedensten Sekretionsstadien finden sich im Epithel eingelagert, und ihre Sekretfäden durchziehen oft das ganze Lumen. Auffällig ist der starke Muskelmantel, den der Ösophagus besitzt. Unter dem Epithel liegt eine dünne, häutige Bindegewebsschichte, auf die nun 4 Muskellagen folgen: eine innere Längsfaserschichte, eine innere, besonders stark ausgebildete Ringfaserschichte, eine äußere Längsfaserschichte und eine abschließende äußere Ringfaser-schichte. Im Mittelteil des Ösophagusverlaufes spaltet sich ein

blind endigender Divertikel ab, den man nach Lage und Aufbau mit dem muskulösen Kropf der übrigen *Saccoglossen* vergleichen kann. Das Lumen ist durch stark vorspringende Längsfalten eingeengt, und erst im hinteren Abschnitt des Divertikels erweitert es sich. Die kubisch bis zylindrischen Epithelzellen zeigen eine starke violette Anfärbung mit Mallory, wobei die Färbbarkeit von der Basis zum freien Ende zunimmt, distal am Ursprung der feinen, dichtstehenden Wimpern ist ein deutlicher Randstreifen ausgebildet. Die ovoiden Kerne liegen basal und zeigen fast keine Anfärbung. Die Schleimbecherzellen sind nur im vorderen Divertikelabschnitt gehäuft anzutreffen. Je weiter man die Schnitte nach hinten verfolgt, um so seltener werden sie, um im hintersten Blindsack gänzlich zu fehlen. In diesem Abschnitt wird auch das Epithel allmählich niedriger, ist nur mehr schwach gefaltet, und die Zellen sind etwa doppelt so breit wie hoch. Der Cilienbesatz ist immer noch dicht, aber auch ihre Höhe hat abgenommen. Der Muskelmantel besteht im hinteren Abschnitt nur mehr aus Ringfasern in mehreren Lagen, zwischen denen nur vereinzelt Längsfasern eingestreut sind. Das Lumen des Ösophagusdivertikels ist von feiner, ungefärbter Granula dicht erfüllt, zwischen der stark lichtbrechende gelbbraunliche Kügelchen liegen, wie man sie in den Mitteldarmdrüsenzellen finden kann.

Im hinteren Ösophagusabschnitt, der als dünnes Rohr neben dem Divertikel verläuft, wird das Epithel immer flacher, um schließlich als Plattenepithel in vielen Falten die Ösophaguswand zu bilden. Fast doppelt so hoch wie die Zellen sind die dichtstehenden Wimpern, die das Epithel überziehen. Schleimbecherzellen sind nur im Anfang noch zu finden. Mit abnehmender Höhe des Epithels verschwinden sie allmählich. Auch hier ist der Muskelmantel sehr stark ausgebildet und besteht aus 4—5 Lagen von Ringfaserzügen, wogegen die Längsfaserzüge stark zurücktreten. Diese starke Ausbildung der Muskulatur ist wieder mit der Saugfunktion des ganzen Vorderarmes von *Limapontia* zu erklären.

**Magen:** Beim Übergang in den Magen der quer im Körper liegt und in welchen der Ösophagus von ventral einmündet, verstreicht der Muskelmantel bis auf eine dünne Faserlage, die Zellen werden wieder etwas höher, kubisch, und zwischen den Epithelzellen treten wieder vereinzelt Schleimbecherzellen auf, die aber auf diese Region beschränkt bleiben. Sie liegen zwischen besonders großen, hellblau angefärbten Zellen, deren kugelige Kerne fast das ganze Zellumen ausfüllen. Unvermittelt schließen an diese Zellen, die unbewimpert sind, die niederen Zellen des Magenepithels an. Der Magen von *Limapontia* zeigt in den vorderen

Querschnitten ein verkehrt dreieckiges Lumen, das durch 21 bis 23 vorspringende hohe Längsfalten unterteilt ist (Abb. 23). Diese Falten nehmen von ventral nach dorsal an Höhe zu, wobei eine hohe und eine niedere Falte abwechseln. Die ventrale Fläche des Magens zeigt fast keine Faltung, die Seitenwände und das Dach die stärkste Faltung. Sie verstreichen im mittleren Abschnitt des Magens gegen die Einmündung der 4 Mitteldarmdrüsenhaupt-

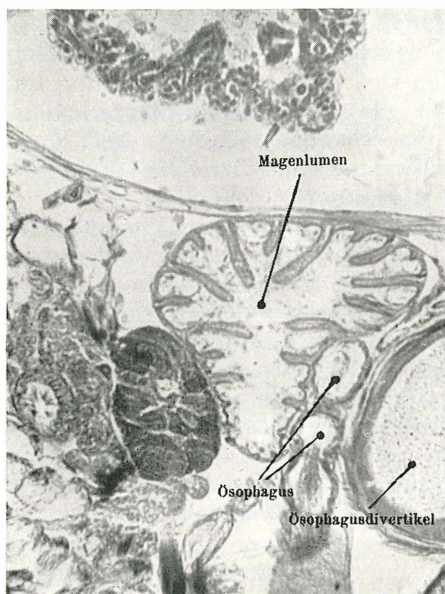


Abb. 23. Querschnitt durch den Magen von *Limapontia* sp., 300  $\times$  vergr.

gänge. Das Magenepithel ist flach, intensiv rotviolett angefärbt und von einem dichten Wimperbesatz überzogen, der fast doppelt so hoch ist als die Zellen. Ebenso wie im hinteren Ösophagusabschnitt sind Zellgrenzen im Epithel schwer zu erkennen, so daß es fast einen syncytialen Eindruck macht. Die Kerne sind flach, langgestreckt und schwach angefärbt. Im Magenlumen finden sich, ähnlich wie im Ösophagusdivertikel, zahlreiche bräunlichgelbe Kügelchen, die stark lichtbrechend sind. Außen ist der Magen von einer dünnen, schwach bläulich angefärbten Bindegewebsmembran umhüllt.







im Radulastützpolder vieler Mollusken, liegen würde. Die einzelnen Fasern sind fast dreimal so dick wie die Muskelfasern des übrigen Pharyngealapparates, in die sie aber an den Randgebieten durch die bindegewebige Membran übergehen.

An die beiden Polder des paarigen *Musc. radialis* setzen folgende Faserzüge an: ventral umhüllt den ganzen Pharyngealbulbus ein dicker *Musc. circularis externus ventralis*, der von der dorsolateralen Außenseite des einen Stützpolder zu der gegenüberliegenden Fläche führt, indem er den Bulbus ventral umgreift, aber auch an der Hinterseite die beiden Stützpolder löffelförmig umschließt, während die Radulascheide über der Faserlage liegt (*Abb. 24*). Nach innen schließt sich ein *Musc. circularis internus*

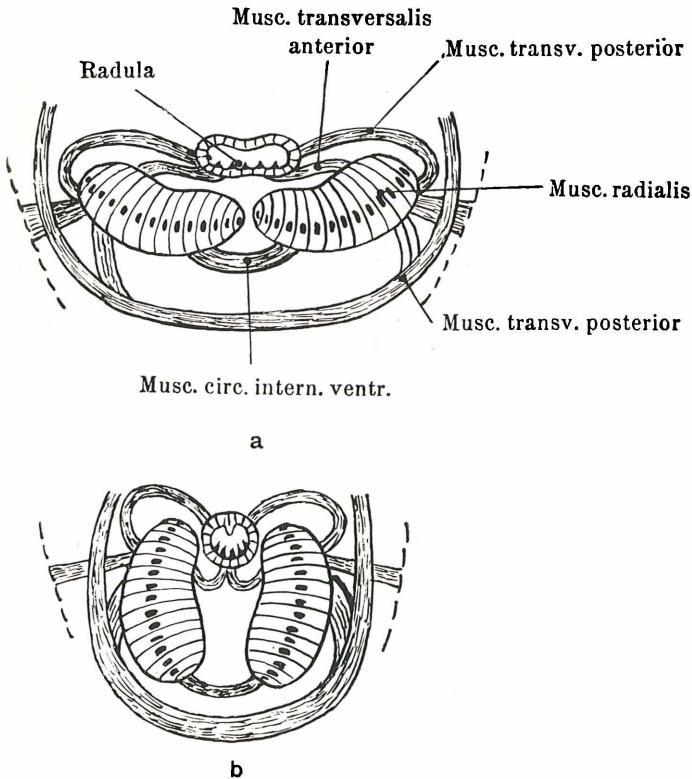


Abb. 24. Schematische Darstellung der wichtigsten Muskelfaserzüge im Pharynxbulbus von *Polycera quadrilineata* Cuv.:

a) in der Raspelphase; b) in der Ruhephase

ventralis an, der die beiden ventralen Kanten der Stützpolster miteinander verbindet. Die beiden Faserzüge bewirken durch ihre Kontraktion ein Auseinanderklappen der plattenförmigen Stützpolster, die dadurch mit ihren Innenseiten an den Pharynxboden gepreßt werden und so ein Widerlager für die abgespreizten Radulazähne bei ihrer Raspelbewegung abgeben. Die Vor- und Rückwärtsbewegung der Radula wird einerseits durch einen *Musc. longitudinalis inferior* gebildet, der von der Ventralseite der Radulascheide längs nach ventral entlangläuft, um in das Bindegewebe des Fußes einzustrahlen; seine Kontraktion bewirkt einen Rückzug der Radula. Als Antagonisten dazu könnte man einen paarigen *Musc. transvers. anterior* bezeichnen, der von beiden Seiten von der dorsolateralen Innenfläche der Stützpolster an die ventrale Fläche des Pharynxbodens führt und dessen Kontraktion den Pharynxboden mit der darauf liegenden Radula über die Vorderkanten der Stützpolster ziehen muß. Der paarige *Musc. transvers. posterior* dagegen, der von den lateralen Außenflächen der Stützpolster schräg nach dorsal an die Seitenwände der Pharynxtaschen und dann übergreifend zur Radulascheide führt, müßte durch seine Kontraktion ein Spannen der ventralen Pharynxfläche und damit der Basalmembran der Radula bewirken. Dadurch werden die auf den abgespreizten Stützpolstern aufliegenden und deren Vorderkanten gezogenen Zähnchen der Radula ebenfalls abgespreizt und beraspeln eine weit größere Fläche des Untergrundes, als es der Breite der Radula entspricht.

Die Arbeitsweise der Muskelzüge wäre demnach kurz folgende: 1. Vorziehen des Pharynxbulbus durch Kontraktion der äußeren Protraktoren. 2. Vorziehen der Radula durch Kontraktion des als Radulaprotraktor wirkenden *Musc. transv. anterior*, gleichzeitig Abspreizen der Stützpolster durch die *Musc. circularis externus* und *internus ventralis*, die Radula gleitet über die Knickkante der Stützpolster und wird außerdem durch die Kontraktion des *Musc. transv. posterior* gespannt. 3. Rückziehen der Radula durch den starken *Musc. longitudinalis inferior*, der dadurch als Radularetraktor wirkt, Erschlaffen der übrigen Muskel des Zungenapparates, dadurch Zusammenklappen der beiden Stützpolster, welche die ventrale Pharynxfläche und Radula als Rinne zwischen sich einfalten; die von den Zähnen abgeschabte Nahrung gelangt in die Pharynxleitrinne. 4. Rückziehen des ganzen Bulbus durch Kontraktion der äußeren Retraktorfasern und Schließen des Mundes durch Kontraktion des *Musc. circularis externus*.

Pharynxhöhle und Pharynxleitrinne sind bis auf die ventrale Fläche, wo die Radula liegt, mit Flimmerepithel ausgekleidet, in

das besonders in der Leitrinne zahlreiche Schleimbecherzellen eingelagert sind. In der Radulascheide sind an den Schnitten im unteren Blindsack die Odontoblasten schön zu sehen (Abb. 25). Es sind große, weit ins Lumen vorspringende Zellen, die sich blaßviolett anfärben und deren kugelige orange gefärbte Kerne einen deutlichen roten Nukleolus zeigen. Im Querschnitt liegen 6 bis 8 Odontoblasten, denen als kutikulare Abscheidung die in Bildung begriffene Basalmembran mit den Zähnen aufliegt, wobei letztere

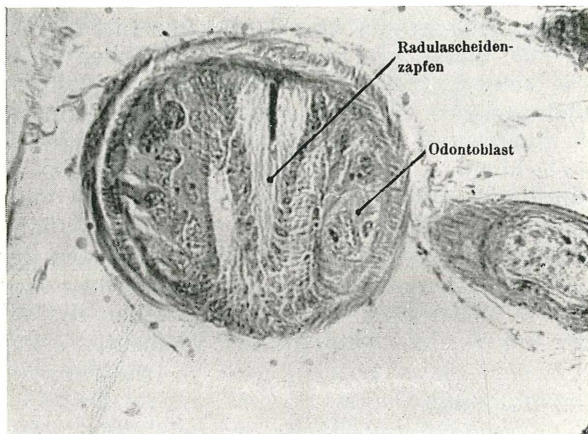


Abb. 25. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Radulascheide von *Polycera quadrilineata* Cuv., 200  $\times$  vergr.

in diesem Abschnitt noch eine hellblaue Anfärbung zeigen. Mit ihrem freien Ende ragen die Zähne in einen ins Lumen der Radulascheide hereinragenden Zapfen kleiner, schwach gefärbter Zellen, die die freien Kanten der Zellen umhüllen. Bei weiter oberhalb gelegenen Schnitten treten die Odontoblasten zurück und werden von hochzylindrischen Zellen abgelöst. An den Seitenwänden der Scheide erreichen die Zellen eine besondere Höhe und zeigen eine deutliche Längsstreifung im Plasma. Basalmembran und Radulazähne zeigen in ihrer Anfärbung, je weiter man die Schnitte zum Pharynxlumen betrachtet, einen Übergang von Blau zu Rot, bis sie im Pharynxlumen nur mehr rot gefärbt sind.

**Radula:** Sie wurde bereits von Alder u. Hancock 1845/55 beschrieben und abgebildet. Ihre Formel lautet 4.2.0.2.4. Die 2 Lateralzähne sind hakenförmig, mit glatter, einfacher Schneide.



gesamt ließen sich 7 Einmündungen aus der Mitteldarmdrüse erkennen. Zwei kommen von vorne und bilden die Ausgänge von 4 weitlumigen Gängen. In der Region der Ösophaguseinmündung findet man von vorne nach hinten noch weitere 5 Öffnungen: Zwei dorsallaterale, eine ventrale, die von rechts heranzuführt, und etwas dahinter noch zwei ventrale Öffnungen von beiden Seiten (Abb. 26). Die Magenwand ist in zahlreiche hohe Falten gelegt, und seine Epithelzellen fallen durch ihre starke violette Anfärbung auf, die sich besonders an der distalen Randzone verstärkt, wo die hohen und dicht stehenden Wimpern ansetzen. Der basale Abschnitt der Zellen geht in eine mehr rötliche Anfärbung über, und hier liegt auch der große kugelige Kern. Am Übergang zu den Mitteldarmdrüsenzellen am Eingang der einzelnen Kanäle ist eine Anhäufung von Schleimbecherzellen, die sich in den verschiedensten Sekretstadien befinden. Das Magenumen ist erfüllt von bläulich angefärbten Sekretgranulis.

An der rechten Seite des an seiner Hinterseite blind endigenden Magens geht knapp vor dem seitlichen Abgang des Mitteldarmes noch ein kleines Magencoecum ab, dessen Wandung die gleichen Falten und die gleichen Zellen wie der Magen zeigt. Im hinteren Abschnitt erreichen die Zellen eine ziemliche Höhe und haben zahlreiche Schleimbecherzellen zwischen sich gelagert.

**Mitteldarmdrüse:** In den Drüsengängen lassen sich zwei Zellsorten unterscheiden: 1. Hohe, keulenförmige Zellen, die stark lichtbrechende, bräunliche Granulakörner enthalten und als Fermentzellen bezeichnet werden können, und 2. etwas kleinere, mehr prismatische Zellen, deren distaler Abschnitt sich ziemlich gleichmäßig graublau anfärbt, während das mittlere Zellumen meist von einer großen Vakuole, die entweder leer oder mit kugelförmigen, meist grünlichen Inhaltskörpern erfüllt ist. Ob diese „Vakuolenzellen“ eigene Zellelemente sind oder nur verschiedene Funktionsstadien der Fermentzellen, kann an unseren Schnitten nicht entschieden werden. Auffällig sind auch noch vereinzelt große, kugelförmige Zooxanthellen, die sich ab und zu in den „Vakuolenzellen“, aber auch außerhalb vorfinden.

**Mittel- und Enddarm** gehen dorsolateral hinter dem Coecum von der rechten Magenwand ab, sie zeigen beim Abgang ein zweigeteiltes Lumen, das erst im Enddarmabschnitt einheitlich wird (Abb. 26). Dieses führt nach ventral, umgreift hier den Eingeweidekomplex und wendet sich an der linken Seite wieder nach dorsal, um inmitten der kranzförmigen Kieme dorsomedian auf einer Papille nach außen zu münden. Beim Abgang vom Magen ist der Darm von einer relativ dicken Ringmuskelschichte umgeben, die

hier wohl als Pylorus aufzufassen ist und im weiteren Darmlauf verstreicht; erst in der Region des Anus wird die Ringmuskelschichte als Analsphinkter wieder stärker. Das Lumen des Enddarmes ist durch zahlreiche Längsfalten verengt, die beim Anus schließlich in vier Falten übergehen. Die Epithelzellen des Mitteldarmes unterscheiden sich kaum von denen des Magens, nur haben sie zahlreiche Schleimbecherzellen zwischengelagert. Im Enddarm werden die Zellen niederer, kubisch und sind zarter angefärbt. In der Anuspapille münden zahlreiche subepithelial gelegene, birnförmige Drüsenzellen in den Enddarm, der von dieser Rektaldrüse förmlich eingehüllt wird.

*Idulia (Doto) coronata* Loven.

Die in Schnittpräparaten untersuchten Exemplare wurden in etwa 2 m Tiefe am Eingang der Grotta Tuffo-tuffo am Capo di Sorrento gesammelt.

Angaben über den Bau des Darmkanals von *Idulia* sind in der Literatur recht zerstreut zu finden, so bei Bergh 1888, der eine allgemeine Topographie gab, Hecht 1895, Dreyer 1913 und Brygider 1914, wiewohl letztere beide die verschiedenen Drüsenkomplexe in der Mundhöhlen-, Pharynxregion ausführlich beschrieben, sowie Odhner 1936.

Die spaltförmige **Mundöffnung** mündet gleichzeitig mit den Ausführungsgängen der Mundröhren- und Fußdrüsen. Erst knapp danach, am Beginn der eigentlichen Mundhöhle, beginnen sich die

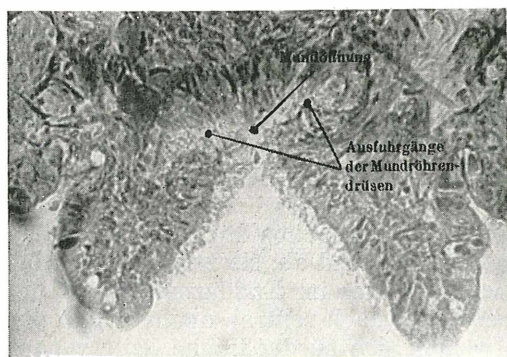


Abb. 27. Querschnitt durch die Mundöffnung von *Idulia (Doto) coronata* Loven., 200 × vergr.

einzelnen Drüsenausführgänge abzusondern (Abb. 27). Die Mundhöhle ist relativ kurz und durch mehrere von dorsal hervorspringende Falten unterteilt. In ihrem ventralen Abschnitt öffnet sie sich noch ein kurzes Stück in die Ausführgänge der Mundröhrendrüsen. Bereits Dreyer aber besonders Brygider, gaben ausführliche anatomische und histologische Beschreibungen dieser bei *Idulia* besonders stark entwickelten Drüsenkomplexe. So bilden die sogenannten mittleren Mundröhrendrüsen (auch sekundäre Speicheldrüsen genannt) zwei geräumige Drüsensäcke, von denen jeder einen eigenen Ausführungsgang besitzt, die übereinander parallel nach vorne laufen. Der ventral gelegene, sogenannte röhrenförmige Ausführgang besitzt nur eine Zellsorte, seine Epithelzellen sind hochprismatisch, mit kugeligem Kern, bewimpert und azidophil färbbar. Der dorsal verlaufende, eng anliegende sogenannte rinnenförmige Ausführgang zeigt dagegen zwei Zellsorten: 1. Drüsenzellen, die mit breiter Basis aufsitzen und sich nach oben zu verjüngen und ein vakuolisiertes, intensiv anfärbbares Plasma zeigen, sowie 2. Stützzellen, die stäbchenförmig dazwischengelagert und bewimpert sind. Beide Ausführgänge sind von einer gemeinsamen Bindegewebsmembran umhüllt (Abb. 28). Daneben werden noch sogenannte Pharyngealdrüsen angegeben, kleine, sackförmige Drüsenbläschen, deren Wand von einer Tunica propria überzogen, von einem einschichtigen Epithel hochzylindrischer Drüsenzellen gebildet wird, wobei man in der Mehrzahl basophil anfärbbare Zellen von azidophil anfärbbaren Zellen unterscheiden kann. Zwischen den Drüsenzellen sind meist nicht leicht zu erkennende, stäbchenförmige, bewimperte Stützzellen eingestreut. Die Pharyngealdrüsen münden in einen Ausfuhrkanal, dessen niedere bewimperte Zellen keine Zellgrenzen erkennen lassen. Die Pharyngealdrüsen umhüllen auf unseren Schnitten den gesamten lateralen Zwischenraum von Pharyngealbulbus und Rüsselhaut.

**Pharynx:** Das niedere, kubische Mundhöhlenepithel, das bewimpert ist, wird am Übergang in die Pharyngealhöhle von einer leicht ins Lumen vorspringenden Kutikula bedeckt welche als Kieferrudiment zu deuten ist. Das spaltförmige Pharynxlumen zeigt dorsal die typische Leitrinne, die erst beim Übergang gegen den Ösophagus wieder verstreicht. Sein Epithel besteht an den Seitenwänden aus stark anfärbbaren, kubischen Flimmerzellen, während es an der Ventralfläche und an der Dorsalfläche in ein Plattenepithel übergeht. Ventral bildet dieses eine halbkugelförmig eingedellte Rinne, in der die Radula liegt. Die Pharynxmuskulatur läßt an den Schnitten nur wenige Faserzüge erkennen:

Als äußere Muskulatur kann man den *Musc. circularis externus* bezeichnen, der Mundspalte, Mundhöhle und Pharynxdach umgreift und von mehreren Faserzügen gekreuzt wird, die als Pro- und Retraktoren des ganzen Pharynxbulbus von der dorsolateralen Pharynxwand zur Rüsselhaut führen. Die innere Muskulatur, welche den Zungenbulbus bildet, ist durch die mächtige Ausbildung des als Stützpolster zu bezeichnenden *Musc. radialis* gekennzeichnet. Dieser im Querschnitt schüsselförmige Muskel ist wieder von starken, röhrenförmigen Muskelzellen zusammengesetzt, die, dicht nebeneinander gelagert, dorsoventral führen und an einer gemeinsamen Bindegewebsmembran, welche den ganzen Muskel umkleidet, ansetzen. An diesen Stützpolster setzen einige Faserzüge an, die als Pro- und Retraktoren sowie als Spanner der Radulamembran anzusehen sind. Sie führen von den dorsalen Kanten des Stützpolsters an die Außenseite der ventralen Pharynxwände sowie der Radulascheide. An der Ventralseite umgreift außerdem ein *Musc. circularis ventralis* den Stützpolster, indem er beide aufgeschwungenen Seiten des Stützpolsters miteinander verbindet und durch seine Kontraktion den Stützpolster beim Aus-schwenken der Radula flach ausdehnt. Die röhrigen Muskelfasern des Stützpolsters sind, wie bei den anderen Formen schon mehrfach erwähnt, weit dicker als die Fasern der anderen Muskelzüge und weisen eine besonders starke Zellwandung auf (Abb. 28). Die

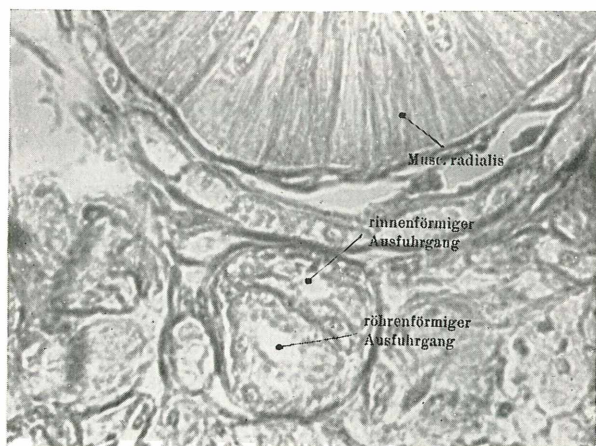


Abb. 28. Querschnitt durch die Ausführungsgänge der Mundröhrendrüsen von *Idulia (Doto) coronata* Loven., 500 × vergr.



als die eigentlichen Mitteldarmdrüsenzellen. Aus alldem ersieht man, daß auch eine histologische Abgrenzung des Magens gegenüber den Mitteldarmdrüsengängen nicht genau festzulegen ist, worauf schon O d h n e r hinwies. Schleimbecherzellen fehlen sowohl im Ösophagus als auch in allen Magenabschnitten.

Die **Mitteldarmdrüse** ist bei *Idulia*, ähnlich wie bei den *Aeolidiern*, diffus bzw. röhrenförmig und reicht weit in die Anhänge hinein. Ihre großen, keulig in das Lumen vorspringenden Fermentzellen sind mit größeren und kleineren kugelförmigen Einschlüssen brauner Anfärbung dicht erfüllt. Daneben finden sich immer wieder Zellen, die mehr schmal zylindrisch und ein stark vakuolisiertes Plasma aufweisen, in dessen Hohlräumen kleine, stark lichtbrechende Granulationen liegen. Auch Zooxanthellen mit großen, kugelförmigen Kernen, die einen deutlichen Nukleolus zeigen, finden sich zwischen den Drüsenzellen (Abb. 29). Schließlich findet man aber auch noch Zellen, die Einschlüsse enthalten, die eine maulbeerähnliche Gestalt von aneinander liegenden größeren und kleineren Kügelchen zeigen. Wahrscheinlich handelt es sich hier wieder um Xanthinkristalle, wie sie bei vielen Opisthobranchiern in der Mitteldarmdrüse festgestellt wurden (R o u s s e a u, H o f f m a n [Abb. 29]).

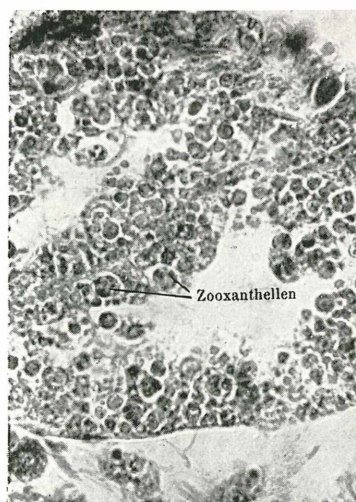


Abb. 29. Querschnitt durch einen Gang der Mitteldarmdrüse von *Idulia (Doto) coronata* Loven., 500  $\times$  vergr.



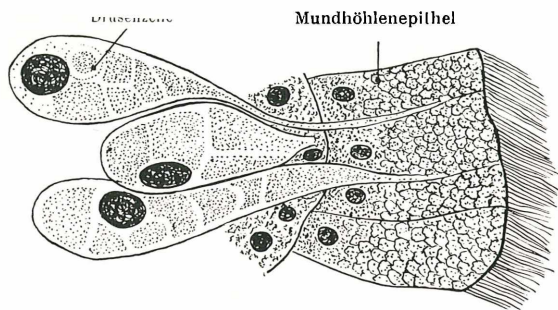


Abb. 30. Querschnitt durch die Wand des Mundhöhlenepithels von *Berghia coerulescens* Laur., etwa 700  $\times$  vergr.

Rinne nach hinten führenden Ausführungskanal der mittleren Mundröhrendrüsen, wie man den Komplex bezeichnen könnte (Abb. 31). Der Ausführungskanal steht bis zum Beginn der muskulösen Pharynxregion mit dem Darmkanal in offener Verbindung, führt dann aber als selbständiger Kanal weiter, um schließlich blind zu endigen. Im Querschnitt zeigt er ein querverlängertes, rinnenförmiges Lumen. Sein Epithel besteht aus hohen, oft kegelig vorspringenden Zellen, dessen Plasma sich mit Mallory hellblau anfärbt, eine wabig-schaumige Struktur zeigt und eine dichte, hohe Bewimperung besitzt. Zwischen den Epithelzellen münden die dicht nebeneinander liegenden birnförmigen Drüsenzellen aus, die aber stets einzeln liegen und nie zu Drüsenpaketen zusammengefaßt sind. Das Fehlen eines gemeinsamen Hüllgewebes bei den

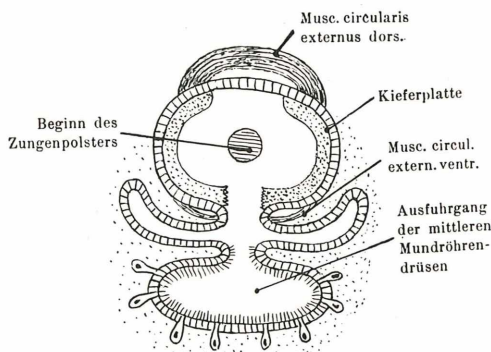


Abb. 31. Schematischer Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Mundhöhle von *Berghia coerulescens* Laur.



diesen ringförmig umgreifen und durch ihre Kontraktionen die gesägten „Kauflächen“ einander nähern und entfernen. Besonders an der dorsalen Längskante sind die Kieferplatten besonders verstärkt und verbreitert und bieten dadurch mit ihrem Bildungsepithel eine breite Ansatzfläche für den dorsalen Ringmuskel. Im mittleren und hinteren Pharynxabschnitt trennt der sich vom Pharynxboden vorwölbende Zungenbulbus die Kieferplatten, die auf die entstehenden Pharynxtaschen beschränkt sind, wobei sie der Pharynxmuskulatur Widerlager abgeben. Dies führt uns gleich zum mächtig entwickelten Zungenapparat und dessen Faserzügen.

Die äußere Muskulatur: Ein dicker *Musc. circularis externus dorsalis*, der bereits mehrfach erwähnt wurde, umgreift in mehreren Portionen mit seinen Ringfasern Mundöffnung, Mundhöhle und Pharynxdach. Bei letzterem wurde bereits oben erwähnt, daß er beiderseits an den verbreiterten Kanten der Kieferplatten Ansatz findet. An der Unterseite des Pharynx findet sich ein *Musc. circ. externus ventralis*, der zuerst einheitlich, weiter hinten in zwei Portionen die untere Pharynxhälfte umgreift. Als Pro- und Retraktoren des ganzen Pharynxapparates sind die paarigen *Musc. protractores* und *retractores superior* und *lateralis* an der oberen Pharynxwand, *Musc. protractores* und *retractores ventralis* an der unteren Pharynxfläche anzusehen, die von den Pharynxwänden, wo sie unter dem Epithel in Bindegewebspolstern mit eingelagerten Blaszellen entspringen, durch die Fasern der dorsalen und ventralen Ringmuskeln durchtreten und an die Innenfläche der Rüsselhaut in das dortige Bindegewebe einstrahlen. Ihre Kontraktionen bewirken ein Vor- und Rückziehen des ganzen Pharyngealapparates.

Die innere Muskulatur: im Zungenpolster lassen sich vier Hauptfaserzüge unterscheiden: 1. Ein paariger *Musc. rectus inferior rotellae*, dessen Fasern beiderseits von der Vorderkante des Zungenbulbus (Ventralfläche des vorderen Pharynxabschnittes) nach hinten oben und außen führen, um an der dorsalen Innenseite der Pharynxtaschen, die von den Kieferplatten versteift sind, anzusetzen. Die Kontraktion dieser Fasern bewirkt ein Vorziehen des vorderen Pharynxbodens und der ihm aufliegenden Radula über die Vorderkante des Zungenbulbus (Radulaprotraktor).

2. Ihm entgegen wirkt der paarige *Musc. rectus superior rotellae*, der von der medianen Ventralfläche des Pharynxbodens nach hinten unten zieht und an der ventralen Innenseite der versteiften Pharynxtaschen ansetzt. Seine Kontraktion bewirkt ein Rückziehen des Pharynxbodens und damit der Radula (Radularetraktor).

3. Ein paariger *Musc. dorsoventralis* zieht auf beiden Seiten von den äußeren Ecken des Pharynxbodens durch den Bulbus, um an der ventralen Innenfläche der versteiften Pharynxtaschen zu inserieren. Er bewirkt ein Spannen des Pharynxbodens und der aufliegenden Radula bei der Raspelbewegung (Radulaspanner).

4. Ein mächtiger *Musc. transversus rotellae* bildet mit seinen Fasern, welche den Bulbus in der Querrichtung durchziehen und beiderseits an der Innenfläche der versteiften Pharynxtaschen ansetzen, die Hauptmasse des Radulastützpolsters. Durch seine Kontraktion wird die Unterlage für die arbeitende Radula versteift (Abb. 33). Zwischen den Muskelfasern finden sich vor allem im

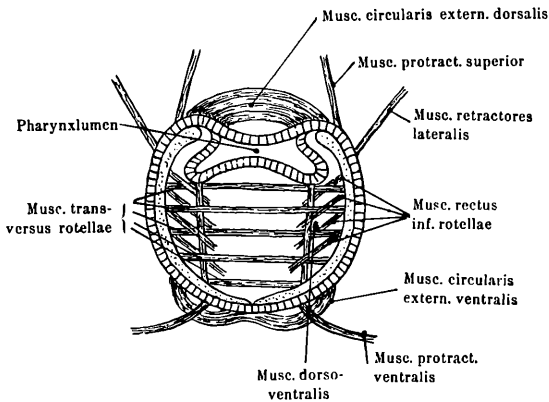


Abb. 33. Schematischer Querschnitt durch den Pharynxbulbus von *Berghia coerulescens* Laur. (der *Musc. rect. superior rotellae* ist nicht dargestellt).

vorderen Abschnitt des Zungenbulbus Anhäufungen von Blasen-zellen (chordoide Zellen nach Schaffer), welche die Stützfunktion des Zungenpolsters verstärken. Das Pharynxepithel ist flach, und nur an der ventralen Pharynxfläche, dem die Radula aufliegt, werden die Zellen höher, zylindrisch, wobei die großen, kugeligen Kerne das ganze Zellumen ausfüllen. Die ganze Pharynxhöhle, einschließlich der Leitrinne, ist von Kutikula ausgekleidet. Schleimbecherzellen fehlen.

Die **Radula** wurde von Trinchese beschrieben und abgebildet. Sie hat die Formel 0.1.0, ist also einreihig. Der Rhachiszahn besitzt einen dentikulierten Rand, der in der Mitte eingebuchtet ist.

Die **Speicheldrüsen** sind schlauchförmig, und die die Wände auskleidenden Drüsenzellen sind basophil anfärbbar. Stützzellen

finden sich ab und zu zwischen den großen, bauchigen Drüsenzellen als kleine, stark anfärbbare Stäbchen mit verbreitertem distalem Ende, ähnlich wie sie Brygider für *Spurilla* abbildet.

Nach dem Übergang der Pharynxleitrinne in den Ösophagus gehen die flachen Epithelzellen des Pharynx ziemlich unvermittelt in hohe, blasige Zellen über, die sich schwach blau anfärben, einen basal liegenden ellipsoiden Kern besitzen und an der Oberfläche mit feinen langen Cilien bedeckt sind.

**Magen:** Beim Eintritt des Ösophagus in den Magen ist eine starke Zunahme der Bewimperung auffällig, während sich die Epithelzellen des Magens von denen des Ösophagus äußerlich nicht

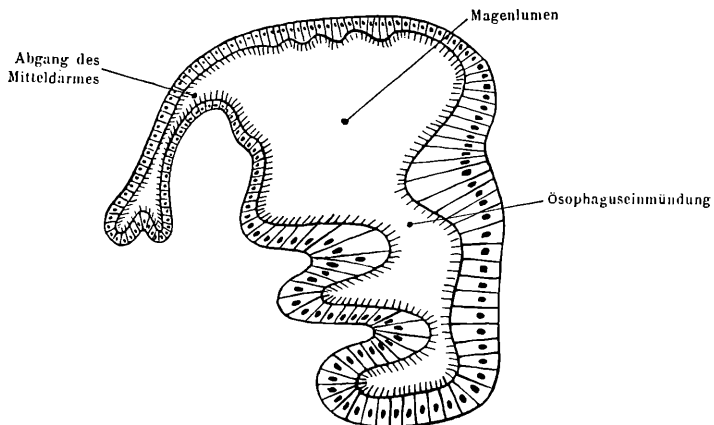


Abb. 34. Querschnitt durch den Magen im Bereich des Mitteldarmabganges und der Ösophaguseinmündung von *Berghia coerulescens* Laur., etwa 300 × vergr.

unterscheiden. Kardial- und Pylorusabschnitt des Magens liegen nahe beisammen, der Ösophagus mündet ventral von links ein, während der Darm dorsal an der rechten Seite abzweigt (Abb. 34). Im hinteren Abschnitt des Magensacks, wo sich die Einmündungen der in den Cerratas liegenden Mitteldarmdrüsen befinden, wird das Magenepithel etwas niedriger und ist an der dorsalen Magenwand in drei Längsfalten gelegt, die Faltung der Magenwand greift schließlich auf den ganzen Magen über. Der Übergang von den Ausführungsgängen der Mitteldarmdrüsen in den Magen ist histologisch ziemlich scharf ausgeprägt. Man sieht an den Schnitten, daß die dicht bewimperten, bauchigen Magen­zellen plötzlich an Höhe abnehmen und in ein unbewimpertes Plattenepithel übergehen,

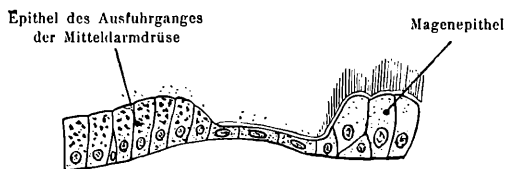


Abb. 35. Übergang von Magenepithel in das Epithel des Ausführungsganges der Mitteldarmdrüse bei *Berghia coerulescens* Laur., etwa 400 × vergr.

denen sich unvermittelt wieder die hohen Zellen des Mitteldarmdrüsenausführungsganges anschließen, deren Plasma dicht von kleinen, stark lichtbrechenden, braunen Granulas erfüllt ist, während sie an der Oberfläche spärliche, niedrige Cilien tragen (Abb. 35).

**Mitteldarmdrüse:** Bei den *Aeolidiern* hat Rousseau die bisher genaueste histologische Untersuchung der Zellelemente der Mitteldarmdrüse durchgeführt. Bei der Hauptform, *Aeolodina glauca*, die er untersuchte, unterschied er dabei 4 Zellsorten in der Drüse: 1. Xanthinozyten, Zellen mit kugeligen Einschlüssen, die eine deutliche konzentrische Schichtung aufwiesen und sich als Xanthinkristalle herausstellten; 2. Vakuolenzellen, deren Plasma zahlreiche Vakuolen mit Granulationen enthalten und 3. Fermentzellen, mit wenigen, oft verklebten Cilien, im Plasma, je nach Phase, eine verschieden große Anzahl von Sekretbläschen, bald leer, bald mit anfärbbaren Einschlüssen. Rousseau sieht sie als Sekretkügelchen an, die aber nicht in toto, sondern in verflüssigtem Zustand von den Zellen ausgeschieden werden. Daneben haben diese Zellen auch die Fähigkeit zu phagozytieren, und in ihrem Zellumen finden sich außerdem Zooxanthellen, die bei Nahrungsmangel mitverdaut werden. Als vierte und letzte Zellsorte nennt Rousseau die indifferenten Zellen von konischer Form mit homogenem Plasma, basophiler Anfärbung und großem Kern. Er sieht sie als Ersatzzellen an, während sie Hoffmann als Speicherzellen deutet. Außer den Xanthozyten hat Rousseau die angegebenen Zellsorten auch bei *Berghia margaritae* gefunden.

An unseren Schnitten finden sich vor allem die Fermentzellen als keulig ins Lumen vorspringende Zellen, die von zahlreichen braunen Kügelchen erfüllt sind, wobei sich in ihrer Anfärbung Übergänge zu blau tingierten Einschlüssen finden. Ab und zu findet man auch Zooxanthellen im Plasma eingeschlossen. Die eigentlichen Vakuolenzellen unterscheiden sich aber kaum wesentlich von den Fermentzellen, und wahrscheinlich handelt es sich auch bei ihnen, wie bei vielen anderen Formen nachgewiesen und bei der Besprechung von *Aplysia* erwähnt wurde, nur um ver-

schiedene Funktionsstadien einer einzigen Zellform. Dagegen zeigt auch *Berghia coerulescens*, besonders in den Endsäckchen der Tubulis kleine, nach oben zu konische Zellen, die sich schwach blau anfärben, ein homogenes Plasma und einen großen, kugeligen Kern besitzen. Es sind dies jene Zellelemente, die Rousseau als indifferente Zellen bezeichnet.

**Mittel- und Enddarm:** Der Darm zeigt nach seinem Abgang vom Magen eine ventrale Eindellung (Typhlosolis) (Abb. 36). Das ihn auskleidende Epithel besteht aus niederen kubischen Zellen, die nur in der Region der Typhlosolis in hochzylindrische Zellen übergehen. Sie sind zart rosa angefärbt und besitzen einen dichten, kurzen Wimperbesatz. Beim Übergang zum Enddarm verstreicht die Typhlosolis, das Lumen bekommt einen runden Querschnitt, die kubischen Epithelzellen werden allmählich höher, ebenso die dicht stehenden Wimpern. Der Anus, der auf einer Papille an der rechten Vorderseite ausmündet, ist wieder in zahlreiche Leitfalten gelegt und außen von einem aus Rings- aber auch wenigen Längsfaserzügen bestehenden Analsphinkter umhüllt, während der

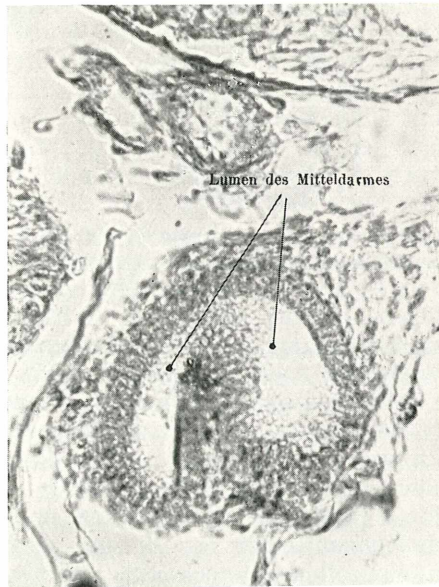


Abb. 36. Querschnitt durch den vorderen Mitteldarm von *Berghia coerulescens* Laur., 300  $\times$  vergr.



